BULLETIN du MUSÉUM NATIONAL d'HISTOIRE NATURELLE

PUBLICATION BIMESTRIELLE

zoologie

234

N° 332 NOVEMBRE-DÉCEMBRE 1975

BULLETIN

du

MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

57, rue Cuvier, 75005 Paris

Directeur : Pr M. Vachon.

Comité directeur : Prs Y. Le Grand, C. Lévi, J. Dorst.

Rédacteur général : Dr M.-L. Bauchot.

Secrétaire de rédaction : Mme P. Dupérier.

Conseiller pour l'illustration : Dr N. Hallé.

Le *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle*, revue bimestrielle, paraît depuis 1895 et publie des travaux originaux relatifs aux diverses branches de la Science.

Les tomes 1 à 34 (1895-1928), constituant la 1re série, et les tomes 35 à 42 (1929-1970), constituant la 2e série, étaient formés de fascicules regroupant des articles divers.

A partir de 1971, le *Bulletin* 3e série est divisé en six sections (Zoologie — Botanique — Sciences de la Terre — Sciences de l'Homme — Sciences physico-chimiques — Écologie générale) et les articles paraissent, en principe, par fascicules séparés.

S'adresser :

— pour les **échanges,** à la Bibliothèque centrale du Muséum national d'Histoire naturelle, 38, rue Geoffroy-Saint-Hilaire, 75005 Paris (C.C.P., Paris 9062-62) ;

— pour les **abonnements** et les **achats au numéro,** à la Librairie du Muséum 36, rue Geoffroy-Saint-Hilaire, 75005 Paris (C.C.P., Paris 17591-12 — Crédit Lyonnais, agence Y-425) ;

— pour tout ce qui concerne la **rédaction,** au Secrétariat du *Bulletin*, 57, rue Cuvier, 75005 Paris.

Abonnements pour l'année 1975

Abonnement général : France, 440 F ; Étranger, 484 F.
Zoologie : France, 340 F ; Étranger, 374 F.
Sciences de la Terre : France, 90 F ; Étranger, 99 F.
Botanique : France, 70 F ; Étranger, 77 F.
Écologie générale : France, 60 F ; Étranger, 66 F.
Sciences physico-chimiques : France, 20 F ; Étranger, 22 F.

International Standard Serial Number (ISSN) : 0027-4070.

BULLETIN DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

3e série, nº 332, novembre-décembre 1975.

ZOOLOGIE 234

Ph. Ravoux — Endosquelette et musculature céphaliques de *Scutigerella immaculata* Newport (Symphyla : Scutigerellidae).

ERRATUM

Pages 1 232 et 1 233

Les trois premiers paragraphes de la page 1232 depuis : « Les aponévroses ... » *jusqu'à* « ... Badonnel, 1934). » *doivent être placés à la page 1 233 entre le deuxième paragraphe se terminant par* « ... pseudo-tentorial antérieur » *et le troisième paragraphe commençant par* « Cette lame ... ».

BULLETIN DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE
3e série, nº 332, novembre-décembre 1975, Zoologie 234

Endosquelette et musculature céphaliques de *Scutigerella immaculata* Newport (Symphyla : Scutigerellidae)

par Philippe Ravoux *

Résumé. — 1 — Les « apophyses hypopharyngiennes » du Symphyle *Scutigerella immaculata* Newport ne sont pas des fulcres. Elles comportent chacune un bras tentorial endosquelettique uni à un suspensorium hypopharyngien formé lui-même, de chaque côté, d'une portion de bras oral et d'un bras mandibulo-épipharyngien, formations exosquelettiques. 2 — Les deux bras tentoriaux supportent un pseudo-tentorium constitué de deux ponts transverses de nature épithélio-conjonctive. 3 — Un endosquelette dorsal, invagination médiane du vertex, n'a aucune liaison avec l'extrémité postérieure des bras tentoriaux. 4 — L'ensemble apophysaire ventral, de nature en partie tentoriale, est suspendu au crâne par des muscles et il est mobile comme celui des Diplopodes. Il joue un rôle dans l'abduction du lobe gnathal mandibulaire. 5 — L'étude de la musculature mandibulaire et maxillaire, déjà faite par Manton (1964) a été reprise, ainsi que celle du mécanisme de l'abduction du lobe gnathal mandibulaire. 6 — Le muscle adducteur basimandibulaire dorsal s'insère curieusement sur la trachée céphalique située du même côté. Celle-ci est alors assimilable par sa structure et ses fonctions à une poche trachéenne de Diplopode. 7 — Le pont postérieur n'est pas, contrairement à l'opinion de Manton (1964), un « tendon maxillaire transverse », mais il est basé sur une aponévrose tendue entre deux muscles suspenseurs tergo-ventraux latéraux, d'origine labio-prothoracique (et non maxillaire), car ils sont innervés par un nerf intercalaire collaire. 8 — La musculature labiale est également décrite complètement. 9 — Des comparaisons sont faites entre l'ensemble apophysaire ventral de *Scutigerella* et ce qui lui correspond chez les autres Myriapodes d'une part, chez les Aptérygotes entotrophes et ectotrophes (Machilidés) d'autre part. 10 — Une hypothèse est avancée pour tenter d'expliquer l'origine des formations pseudo-tentoriales. 11 — Les affinités des Symphyles sont rappelées et complétées.

SOMMAIRE

Introduction 1191
Technique 1191
Liste des abréviations utilisées dans les figures 1192
I. Capsule céphalique 1193
II. Endosquelette céphalique 1196
A. — Les « apophyses hypopharyngiennes » 1196

* *Laboratoire de Zoologie (Arthropodes), Muséum national d'Histoire naturelle, 61, rue de Buffon, 75005 Paris.*

a — Origine et parties constitutives 1197
b — Les formations pseudo-tentoriales 1200
c — Muscles suspenseurs de l'ensemble apophysaire hypopharyngien 1203

B. — Apodème médian du vertex 1205

III. Musculature céphalique 1205

A. — Muscles antennaires 1206

B. — Muscles dilatateurs du pharynx 1207
a — Muscles dilatateurs ventraux 1207
b — Muscles dilatateurs dorsaux 1209
c — Muscles dilatateurs latéraux 1209

C. — Muscles mandibulaires 1209
a — Muscles du lobe gnathal 1210
b — Muscles de la basi-mandibule 1212
c — Mouvements mandibulaires 1213

D. — Muscles maxillaires 1216
a — Muscles extrinsèques de la maxille 1216
b — Muscle intrinsèque 1219
c — Comparaisons et remarques 1219

E. — Muscles labiaux 1221
a — Muscles extrinsèques labiaux 1223
b — Muscle intrinsèque labial 1224
c — Comparaisons 1224

F. — Muscles assurant la liaison de la tête au tronc 1225

IV. Comparaisons 1226

A. — Unité de structure de l'ensemble apophysaire ventral dans la classe des Myriapodes 1226

B. — Comparaison de l'appareil apophysaire ventral de *Scutigerella immaculata* aux fulcres des Aptérygotes 1227

C. — Liaisons transverses entre les apophyses tentoriales 1229

D. — Comparaison entre l'endosquelette ventral des Symphyles et le tentorium antérieur des Machilidés 1230

Conclusion 1232

Bibliographie 1236

Introduction

Notre but initial a été l'étude de la musculature céphalique de *Scutigerella immaculata* Newport (Symphyla : Scutigerellidae). Nous avons donc été amené à étudier les supports endosquelettiques de cette musculature, c'est-à-dire, pour l'essentiel, les deux longues apophyses connues sous le nom d' « apophyses hypopharyngiennes », dont la véritable nature n'a jamais été établie. Considérée presque toujours comme fulcrale, elle avait pourtant été envisagée comme tentoriale par Snodgrass dès 1928, sans que la question ait été élucidée depuis. D'autre part, les rapports de ces apophyses avec l'hypopharynx étaient restés mal définis. Nous avons donc cherché à combler ces lacunes.

Les deux apophyses sont reliées par deux lames transversales qui n'ont pas toujours été vues par les auteurs parce qu'elles disparaissent sur les préparations éclaircies. Leur nature était donc restée incertaine. De récents travaux de recherche ultrastructurale sur des formations de même type, présentant la même structure microscopique, chez les Chilopodes (Fuller, 1964), chez les Entognathes (François, 1968, 1969, 1970, 1971) ou chez les Ptérygotes inférieurs (Moulins, 1968, 1969, 1970) nous ont aiguillé vers une nouvelle conception de la nature et de l'origine possible de ces formations que nous appelons pseudotentoriales.

La musculature céphalique de *Scutigerella* n'a jamais fait l'objet d'une description d'ensemble. Seuls les muscles mandibulaires et maxillaires ont été décrits par Manton en 1964. Nous avons voulu reprendre cette étude avant de la compléter. Les comparaisons auxquelles nous avons procédé nous ont permis de revenir sur l'intéressante question des affinités des Symphyles.

L'espèce étudiée dans ce travail est *Scutigerella immaculata* Newport, espèce de grande taille (de 5 à 8 mm), possédant 15 tergites, très commune dans nos régions. Elle appartient à la famille des Scutigerellidae. Nous en avons établi la segmentation troncale en 1962 (*Annls Sci. nat.*, Zool. : 141-472) et rappelé à cette occasion les caractères spécifiques (*loc. cit.* : 145-146).

Technique

La technique mise en œuvre pour cette étude est la même que celle que nous avons utilisée au cours de notre travail de 1962.

Nous avons monté et examiné des préparations *in toto* de spécimens tués et fixés à l'alcool, éclaircis au chloral-lactophénol d'Amann au salicylate de soude. Nous avons ensuite étudié des séries de coupes (transversales pour la plupart) et procédé à des reconstitutions. Ces coupes ont été exécutées à 8 μ après fixation directe au Bouin-Hollande et inclusion dans la paraffine, puis colorées par la triple coloration de Prenant : hématoxyline-éosine-vert lumière.

LISTE DES ABRÉVIATIONS UTILISÉES DANS LES FIGURES

ant : antenne — *ao* : aorte — *ap.hyp* : apophyse hypopharyngienne (a) — *ap.tr* : apophyse transverse — *ap.t* : apophyse tentoriale (c) — *ap.terg* : apophyse tergale — *B* : bouche — *bd* : bord dorsal — *b.mdb* : basi-mandibule — *b.scl* : bande sclérifiée — *bv* : bord ventral — *c* : cardo — *cav.cent* : cavité centrale — *cav.pr* : cavité préorale — *clyp.fr* : clypéo-frons — *c.n.v* : cordon nerveux ventral — *col.ap.t.post* : colonnette apophysaire tentoriale postérieure — *cr* : crâne — *cut* : cuticule — *D* : deutocerebrum — *épiph* et *éph* : épipharynx — *ép.cut* : épaississement cuticulaire — *ga* : galea — *gl.neur* : glande neurendocrine — *glo* : glosse — *hph* : hypopharynx — *hypd* : hypoderme — *Lab* : labium — *lac* : lacinia — *lg* : lingua — *lig.conj* : ligament conjonctif — *lig.conj.i* : ligament conjonctif inférieur — *l.gn.mdb* : lobe gnathomandibulaire — *LV* : muscle longitudinal ventral — *Mdb* : mandibule — Mx_1 : 1re maxille — Mx_2 : 2e maxille — *nb* : neuroblaste — *nh* : nerf hypopharyngien — *np* : neuropile — *o.s* : organe sensoriel — *o.T* : organe de Tömösvary — *p* : palpe — *p.ant* : pont antérieur — *pglo* : paraglosse — *ph* : pharynx — *post.lab* : post-labium — *p.post* : pont postérieur — *pré.lab* : pré-labium — *scl.ép* : sclérite épipharyngien — *scl.inc* : sclérite incurvé — *slg* : superlangue — *sp.hyp* : suspensorium hypopharyngien — *st* : stipes — *sut.cor* : suture coronale — *sut.post.fr* : suture post-frontale — *sut.Y* : suture en Y — *T* : tritocerebrum — *t* : tendon — *t.d* : tube digestif — *t.gn.mdb* : tendon du lobe gnatho-mandibulaire — *tf* : tonofibrilles — *tn* : tenon — *tr* : trachée céphalique — *u* : uretère — *ul* : uretère labial — *vtx* : vertex.

Musculature

A_1 (*ant.t.el*)	: muscle antennaire tergal élévateur.
A'_1 (*ant.t.ext*)	: » » » extenseur.
A_2 (*ant.st.ab*)	: » » sternal abaisseur.
A'_2 (*ant.st.fl*)	: » » » fléchisseur.
A_3 (*ant.st.el*)	: » » » élévateur.
(*AB*) *LDi*	: 1er muscle longitudinal externe.
$d.d.ph_1$	: muscle dilatateur dorsal antérieur du pharynx.
$d.d.ph_2$	: » » » moyen » »
$d.d.ph_3$	: » » » postérieur.
d.v.ph	: » » ventral du pharynx (1 à 10).
d.l.ph	: » » latéral du pharynx.
sa_1, sa_2, sa_3	: muscles suspenseurs antérieurs de l' « apophyse hypopharyngienne ».
$LV_{0\text{-}II}$	: 1re paire de muscles longitudinaux ventraux (des apophyses tentoriales à l'apodème ventral du 2e segment).
m.cire	: muscles circulaires du pharynx.
55 ($Tt\text{-}T_2$)	: muscle tentorio-tergal$_2$.
56 ($Tt\text{-}Ap_1$)	: » tentorio-apodémal$_1$.
116 (*stp*)	: » suspenseur tentorial postérieur.
121 (*pl*)	: » protraeteur labial.
122 (*plp*)	: » » » postérieur.
124 (*lllat*)	: » lévateur labial latéral.
125 (*itl*)	: » intrinsèque transverse du labium.
126 (*fll*)	: » fléchisseur des lobes labiaux.
127 (*rl*)	: » rétracteur labial.
128 (*llma*)	: » lévateur labial médial antérieur.
129 (*llmp*)	: » lévateur labial médial postérieur.
130 (*amsva*)	: » adducteur maxillaire stipito-ventral antérieur.
131 (*amsvp*)	: » » » » » postérieur.
132 (*ims*)	: » intrinsèque maxillaire stipital.
133 (*rsal*)	: » rétraeteur sternal antérieur de la lacinia.

133'(rspl) : » rétracteur sternal postérieur de la lacinia.
134 (pmcv) : » protracteur maxillaire cardinal ventral.
135a(amsd) : » adducteur maxillaire stipital dorsal.
135b(pmcd) : » protracteur maxillaire cardinal dorsal.
136 (cls) : » crânien latéral abducteur du stipes.
137 (datl) : » dépresseur et adducteur de la lacinia.
138 (dum) : » dilatateur de l'uretère maxillaire.
139 (fcl) : » flexeur crânien des lobes.
140 (abmi) : » adducteur basi-mandibulaire inférieur.
141 (pati) : » postero-apodémal transverse inférieur.
143 (abms) : » adducteur basi-mandibulaire supérieur.
143a(abma) : » » » » antérieur.
144 (abmp) : » » » » postérieur.
145 (abmm) : » » » » moyen.
146-146'(pats) : » » postéro-apodémal transverse supérieur.
147 (abbm) : » abducteur basi-mandibulaire.
148 (abmd) : » adducteur basi-mandibulaire dorsal.
149 (algm) : » adducteur du lobe gnathal mandibulaire (faisceaux *a*, *b*, *c*, *d*, *e*).
150 (patm) : » postéro-transverse moyen.
151 (iap.p) : » inter-apodémal postérieur.

1. CAPSULE CÉPHALIQUE
(Fig. 1, 2, 3, 17)

La capsule céphalique de *Scutigerella immaculata* Newport a un contour cordiforme en vue dorsale (fig. 1). Elle porte en avant deux antennes assez longues, moniliformes. Il n'y a pas d'yeux. Une suture médiane la parcourt sur les deux tiers postérieurs de sa longueur. Elle correspond non seulement à une ligne d'exuviation, mais aussi à une crête interne du tégument. C'est la suture coronale (fig. 1 : *sut.cor*). Vers l'avant, elle se divise en deux branches qui aboutissent respectivement à l'angle mésodorsal de la base d'une antenne, formant ainsi une suture en Y. Chaque base antennaire est entourée d'une zone membraneuse articulaire plus souple, sans soies, couverte uniquement de spinules et c'est à l'angle postérieur de cette zone que se trouve le petit organe sensoriel en forme de coupole, connu sous le nom d'organe de Tömösvary (fig. 1 et 2 : *o.T*).

De profil (fig. 2), la tête se présente, avec ses pièces buccales, sous une forme ovoïde. Son grand axe est incliné vers l'avant. Elle est donc prognathe. Elle est aussi ectotrophe : ses pièces buccales sont visibles de l'extérieur et elles ferment la capsule vers l'avant sur sa face inférieure. La capsule céphalique proprement dite, pièces buccales enlevées, présente donc une large échancrure dans la partie antéro-inférieure de son profil. L'échancrure est limitée, en haut, par une étroite bande sclérifiée (*b.scl*) qui se raccorde vers l'avant au clypéo-labre. Cette bande se trouve donc comprise entre la zone membraneuse post-antennaire qui porte l'organe de Tömösvary et la membrane articulaire de l'article de base de la mandibule (*b.mdb*). C'est sur cette membrane et contre cet article, à son tiers proximal, que s'ouvre l'une des deux trachées céphaliques (*tr*).

La basi-mandibule participe à la constitution de la paroi latéro-ventrale antérieure

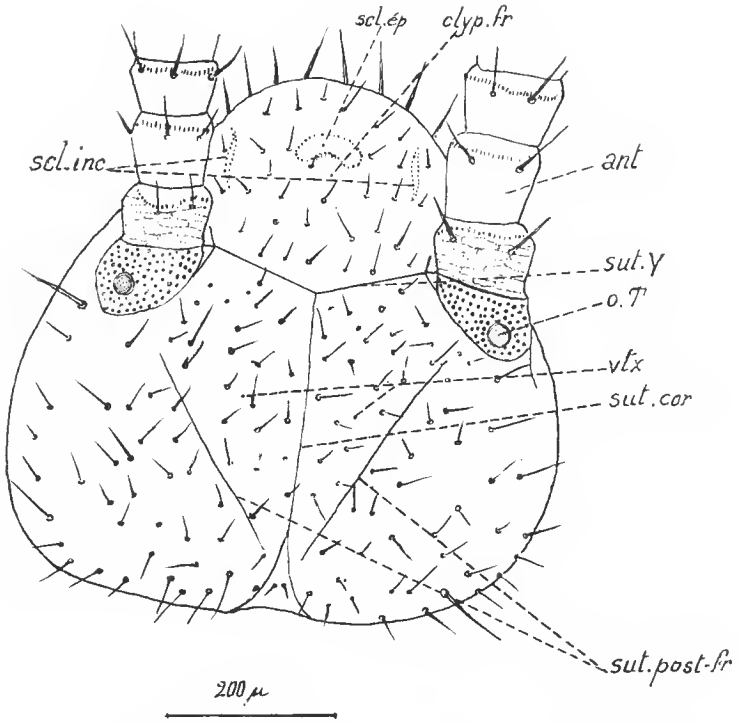

Fig. 1. — Tête de *Scutigerella immaculata* N. en vue dorsale.

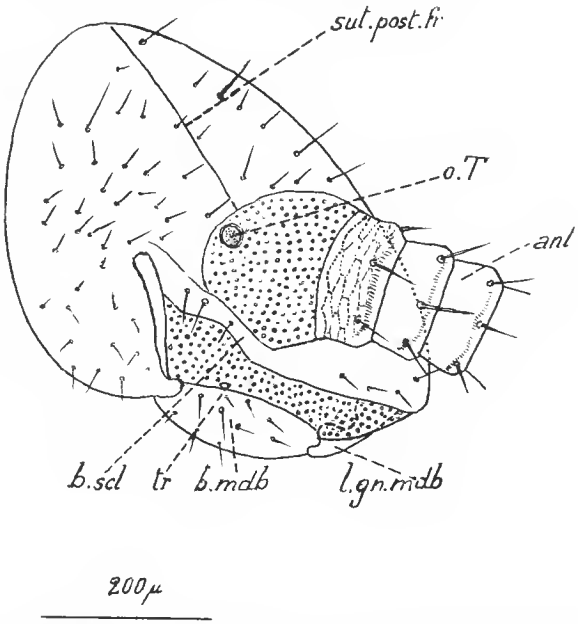

Fig. 2. — Tête de *Scutigerella immaculata* N. en vue de profil (maxille et labium enlevés).

de la tête. Ses mouvements sont limités. Il en est de même pour la plaque cardo-stipitale de la maxille qui s'étend un peu médialement et beaucoup plus vers l'arrière. Par contre, l'article distal de la mandibule et l'ensemble lacinia-galea de la maxille ont des déplacements plus amples.

Le labium (fig. 17), formé de deux mâchoires soudées, recouvre tout cela médio-ventralement vers l'avant, comme un volet de fermeture de la cavité préorale. Il se prolonge vers l'arrière par un post-labium muni de deux bandes sclérifiées sur les côtés et atteint ainsi sensiblement la même limite postérieure que la 1re maxille. C'est d'ailleurs à ce niveau que commence la membrane collaire qui sépare la tête du tronc.

Latéralement et dorsalement, la limite antérieure de la membrane collaire est masquée par une sorte de repli convexe des marges latérales et dorsale du crâne. Cette disposition détermine l'existence de deux poches latérales, confluentes dorsalement, ouvertes vers l'arrière entre le cou et la capsule céphalique [1].

La capsule céphalique présente dorsalement, dans le plan sagittal, une suture coronale qui se divise vers l'avant en deux branches formant la suture en Y, dont il a été question ci-dessus. Chaque bras de la fourche de l'Y se subdivise, au voisinage de l'antenne, en trois courts rameaux : l'un se dirige vers l'avant, l'autre oblique latéralement vers l'arrière ; entre les deux, le troisième, plus court, se termine au niveau de l'articulation antennaire (fig. 1).

Les deux branches de la suture en Y ou sutures frontales et leurs courtes ramifications antérieures limitent le frons vers l'arrière. Vers l'avant, il n'y a pas de suture épistomienne séparant cette aire crânienne du clypéus. Ce dernier est lui-même mal séparé du labre par une suture très incomplète, qui disparaît sur les côtés.

Au-dessous de la suture coronale, le tégument invaginé forme un petit phragme sagittal. Peu après les trois quarts de sa course antéro-postérieure, ce phragme s'enfonce, formant une assez longue apophyse en forme d'un Y renversé (ʎ) ou apophyse tergale (fig. 8 : *ap.terg*) qui donne insertion à des muscles antennaires vers l'avant (fig. 3, 8, 9 : A_1, A'_1) et à des muscles longitudinaux dorsaux vers l'arrière (fig. 3 : *LDi.A* et *B*). Il n'y a aucun autre endophragme dans la région occipitale.

On peut ajouter, mais ceci est particulier au genre *Scutigerella*, que les deux pariétaux sont traversés en diagonale par une suture peu marquée, allant de l'arrière de la suture coronale à la plage membraneuse post-antennaire portant l'organe de Tömösvary. On l'appelle suture post-frontale (fig. 1 et 2 : *sut.post.fr*).

La cavité post-frontale a pour plafond l'épipharynx (fig. 3 : *épiph*), sur les côtés duquel se trouvent deux petits sclérites incurvés (fig. 1 : *scl.inc*) qui limitent latéralement les mouvements des mandibules. Une sorte de tenon (fig. 5, 11, 12, 14 : *tn*) situé à la base du lobe gnathal mandibulaire vient se bloquer dans une fossette située à la base du sclérite incurvé correspondant, lorsque la mandibule est au repos [2].

En dessous de la bouche, la cavité cibariale est limitée par l'hypopharynx qui lui sert de plancher. Ce dernier, vu de profil, forme une gibbosité accentuée, couverte de spinules

1. C'est au fond de ces poches latérales que s'insère de chaque côté le muscle suspenseur tentorial postérieur : *stp* (fig. 3 : *116*).

2. Les deux sclérites incurvés ont été considérés comme homologues des bras épipharyngiens des « sclérites fulcraux » de l'hypopharynx des Chilopodes (cf. p. 1227) et probablement des bras clypéaux des « fulturae » des Diplopodes.

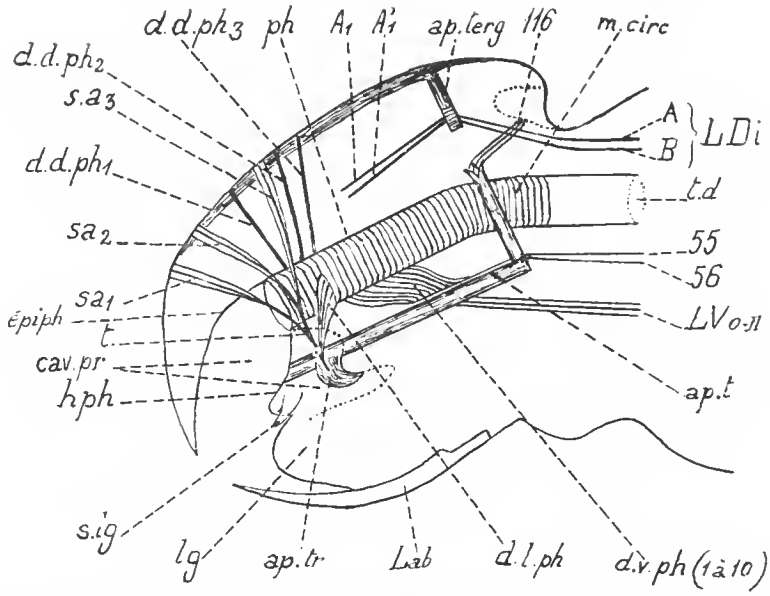

Fig. 3. — Coupe sagittale de la tête de *Scutigerella immaculata* N. Schéma montrant, entre autres, les muscles suspenseurs antérieurs des « apophyses hypopharyngiennes » et les dilatateurs du pharynx.

simulant des brins d'herbe arqués vers l'arrière (fig. 3 et 9 : *lg*). Il est séparé du labium par un profond recessus, homologue d'un salivarium d'Insecte. La partie gibbeuse, qui correspond à la lingua, est flanquée sur sa face dorsale de deux superlinguae (*slg*). Elle est séparée de l'ouverture buccale par une sorte de plan incliné, étayé par un suspensorium représenté par deux tigelles chitineuses, dirigées vers l'arrière, qui ont été couramment désignées sous le nom d' « apophyses hypopharyngiennes » (fig. 4 et 9 : *ap.hyp*).

II. ENDOSQUELETTE CÉPHALIQUE

A. — Les apophyses hypopharyngiennes
(Fig. 4, 6, 7, 8, 9, 12, 13, 14, 16, 18)

Il s'agit de deux tigelles chitineuses issues de l'hypopharynx (*ap.hyp*) portant chacune sur leur bord externe une aile latérale (*ap.tr*) au cinquième de leur longueur à partir de l'avant et qui se dirigent vers l'arrière parallèlement au stomodeum (*ap.t*), mais sur un plan plus ventral, l'une à gauche, l'autre à droite. Elles s'étendent sur les trois quarts de la cavité céphalique. Elles sont unies l'une à l'autre par deux ponts de nature « tendineuse » [1], l'un

1. Nous conservons (entre guillemets) cette désignation classique qui est celle des aponévroses. Il ne s'agit pas, bien entendu, de tendon cuticulaire, analogue à celui qui rattache un muscle au tégument. C'est vraisemblablement d'une formation conjonctive mésodermique qu'il s'agit.

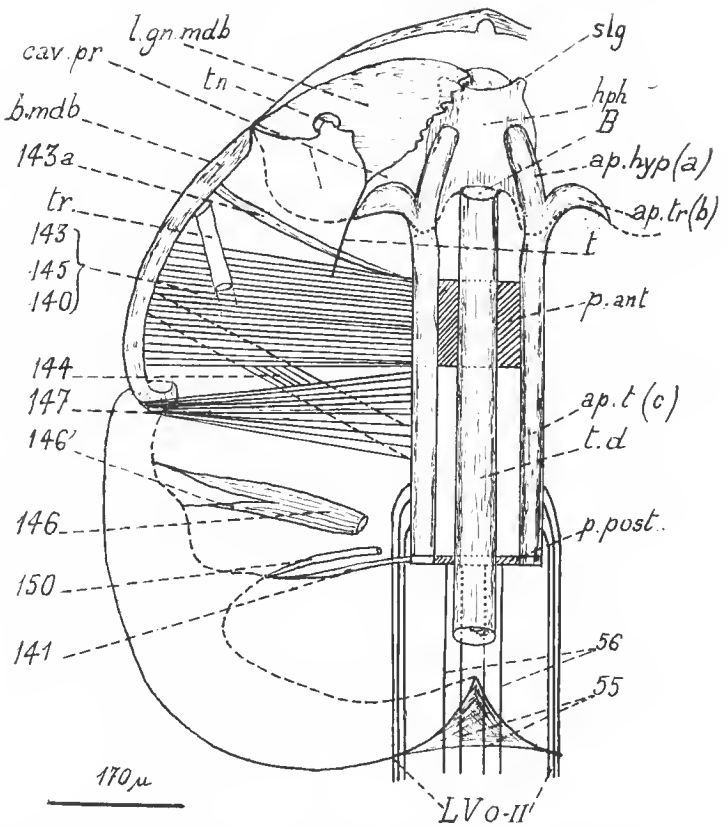

Fig. 4. — Vue d'ensemble schématique de la musculature mandibulaire sternale de *Scutigerella immaculata* N.

assez large au niveau de leur moitié antérieure (*p.ant*), l'autre, beaucoup plus étroit, à leur extrémité postérieure (*p.post*) (fig. 4).

Les deux connectifs péri-œsophagiens plongent entre elles, derrière le pont « tendineux » antérieur.

Ces deux tigelles appariées ont été qualifiées par Snodgrass (1935, 1951, 1952) et par Tiegs (1940) d'apophyses « hypopharyngiennes ». Ferris (1942) a critiqué cette appellation et les a désignées du nom d'apophyses « subelypéales », tout en leur reconnaissant, comme Snodgras, la qualité de bras tentoriaux, à cause des muscles qu'elles supportent. Manton (1964) les a appelées, compte tenu de leur fonction, « apodèmes tentoriaux antérieurs ».

a — *Origine et parties constitutives des apophyses*

Chacune de ces formations a une double origine. Elle résulte d'abord de la fusion de deux pièces exosquelettiques (fig. 4, 6, 12).

L'une (*a*) (fig. 4, 5, 6) est une tigelle chitineuse pleine, née sur le côté de l'hypopharynx au-dessus de la superlangue. Elle n'est pas le résultat d'une invagination, mais d'un épaississement mésocuticulaire sur la paroi latérale de l'hypopharynx. Elle se dirige vers le fond de la cavité préorale où elle rencontre l'épipharynx. On peut l'homologuer à une portion de bras oral [1].

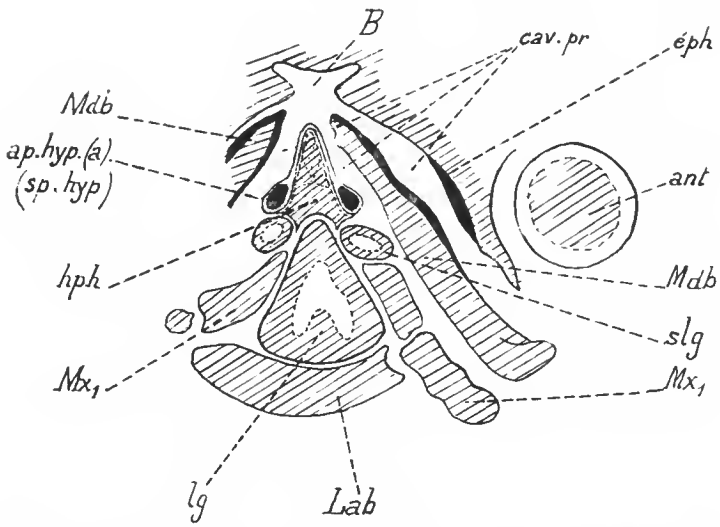

Fig. 5. — Coupe transverse de la tête de *Scutigerella immaculata* N. au niveau de la cavité préorale pour montrer l'origine du suspensorium hypopharyngien.

L'autre pièce (*b*), ou « processus transverse » de Manton (1964), est une large lame chitineuse, exosquelettique comme la tigelle *a*, en forme d'aile concave vers le bas, dont la pointe latérale est retroussée. Elle est formée d'un épaississement exocuticulaire du fond de l'épipharynx à la limite mandibulo-épipharyngienne. Elle est homologue à un bras mandibulo-épipharyngien de suspensorium (cf. Moulins, 1970 ; Chaudonneret, 1973). Elle s'unit au bras oral *a* avec lequel elle forme le suspensorium de l'hypopharynx (fig. 6).

Les deux pièces *a* et *b* sont exosquelettiques.

Un 3e bras (*c*), qui prolonge le bras *a* vers l'arrière, parallèlement au tube digestif, naît par invagination du fond de la poche épipharyngo-mandibulaire, au point de jonction des pièces *a* et *b* : c'est une tigelle creuse endosquelettique qui, en section transversale, affecte la forme d'une gouttière à concavité ventrale. Sa cavité interne est bordée d'une exocuticule doublée d'une endocuticule plus épaisse. L'ensemble est entouré par l'hypoderme. On retrouve là la structure du tégument, mais l'ordre des couches est inversé. Il s'agit donc d'une invagination tégumentaire (fig. 7).

Le bras *c* se poursuit vers l'arrière jusqu'aux trois quarts de la cavité céphalique. Là, sa section devient ogivale et le sommet de l'ogive s'étire en une tige verticale qui se termine

1. Elle marquerait la limite tritocéphalique-mandibulaire ou bien trito-tétrocéphalique-mandibulaire si l'on admet l'existence d'un segment tétrocéphalique ou superlingual dont le domaine serait virtuel à ce niveau.

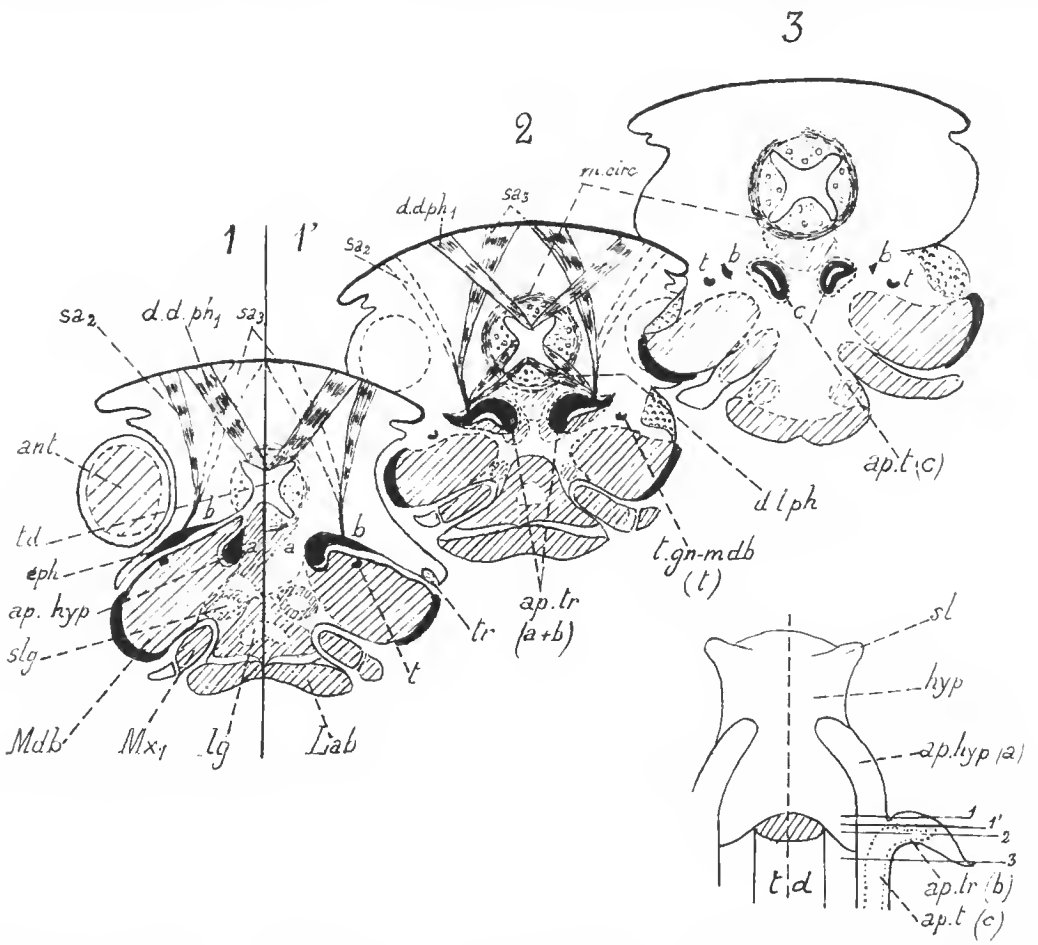

Fig. 6. — Série de coupes transversales de la région antérieure de la tête de *Scutigerella immaculata* N. montrant l'origine des trois parties *a*, *b*, *c*, constitutives de chaque « apophyse hypopharyngienne ». (Le schéma inférieur indique la position des coupes 1, 1', 2, 3.)

au niveau de la partie supérieure de l'œsophage par une sorte de griffe. L'ensemble du dispositif terminal offre ainsi l'aspect d'une paire de chenets ou de candélabres encadrant l'œsophage (colonnettes apophysaires tentoriales postérieures : fig. 8, *col.ap.t.post*). Le cadre se complète en bas par le pont épithélio-conjonctif postérieur (*p.post*) dont il sera question plus loin. En haut, il n'y a pas de liaison supra-œsophagienne entre les deux colonnettes, pas plus qu'entre elles et l'apodème céphalique médian issu du vertex et cela contrairement à la description de Manton (1964).

Si la nature chitineuse des bras tentoriaux ne fait aucun doute, il n'en est pas de même pour les colonnettes : elles ne résistent pas, en effet, à l'action de la potasse à chaud et des éclaircissants à base d'acide lactique, tels que le chloral-lacto-phénol par exemple. Elles

sont sans doute de nature conjonctive, comme la région médiane des ponts ligamentaires dont il sera question ci-dessous. Mais on comprend mal, alors, la présence de leur revêtement épithélial et leur continuité avec la chitine des bras tentoriaux. Le problème posé par la nature de ces formations terminales ne pourra être élucidé que par des études histochimiques et ultrastructurales qu'il nous est malheureusement impossible d'effectuer.

De nombreux muscles sont originaires des apophyses tentoriales. Un certain nombre seulement s'y rattachent directement par insertion étalée. Ce sont notamment les adducteurs mandibulaires *140*, *143*, *144*, *145* (fig. 4 et 13), l'abducteur mandibulaire *147* (fig. 4 et 10), ainsi que trois muscles antennaires A_2,A'_2,A_3 (fig. 10 et 13) sur la face supérieure, les premiers longitudinaux ventraux $LV_{O\text{-}II}$ (fig. 4) et les rétracteurs de la lacinia *133*, *133'* (fig. 10, 13, 16) sur la face inférieure, enfin des muscles suspenseurs postérieur *116* (fig. 3, 8) et postéro-apodémaux transverses *141*, *150*, *146-146'* (fig. 4, 8).

b — *Formations pseudo-tentoriales*

Les deux apophyses *c* ou bras tentoriaux sont solidaires : elles sont unies par deux ponts de nature épithélio-conjonctive (fig. 12). Le plus important, *p.ant* (fig. 7), s'étend sur le quart antérieur de leur longueur. L'autre, *p.post*, beaucoup plus étroit, se situe entre leurs extrémités postérieures (fig. 8), à la base des formations terminales en candélabres qui paraissent être aussi de nature conjonctive.

La substance qui constitue la partie médiane des ponts n'est donc pas chitineuse. Bien qu'elle se colore en vert par le vert-lumière comme une endocuticule, elle est beaucoup moins dure et disparaît au cours des traitements à la potasse ou aux composés d'acide lactique. Elle se colore, en outre, en rouge intense par le carmin au borax et la picro-fuschine, alors que la chitine reste incolore. Enfin, elle est digérée au cours de digestions artificielles qui sont sans effet sur la chitine. On peut en dire autant des colonnettes terminales [1].

Par sa composition et ses propriétés, la substance conjonctive endosquelettique des Symphyles est comparable à celle qui forme le ligament intergnathal (entre muscles adducteurs mandibulaires, voire maxillaires) des Diplopodes, des Diploures, des Machilidés, les « lames plasmatiques » du tentorium des Collemboles (Hoffmann, 1905) [2], les lames inter-apophysaires hypopharyngiennes des Chilopodes (Géophilomorphes exceptés) et notamment celles des Scutigères, le tentorium collaire des Thysanoures (Machilidés et Lépismidés) et celui des Psocides ; en somme tous les « faux tentoriums », « architentoriums » (Hansen), « tentoriums tendineux », « endosternites », des Myriapodes, des Aptérygotes, et des Ptérygotes inférieurs, les tentoriums des autres Ptérygotes (et des Lépismidés) étant les seuls à être de vrais tentoriums entièrement chitineux. On peut ajouter avec Snodgrass (1951) que la matière de ces formations conjonctives est également comparable à celle du ligament intergnathal (des adducteurs mandibulaires) des Crustacés inférieurs et à celle de l'endosternum des Arachnides.

1. On s'explique ainsi que les colonnettes terminales et les ponts conjonctifs aient pu passer inaperçus au cours d'examens *in toto* d'échantillons éclaircis par les réactifs habituels (potasse à chaud ou chloral-lacto-phénol). Seules les études sur coupes permettent de les découvrir.

2. C'est-à-dire du pseudo-tentorium au sens de Chaudonneret (1973).

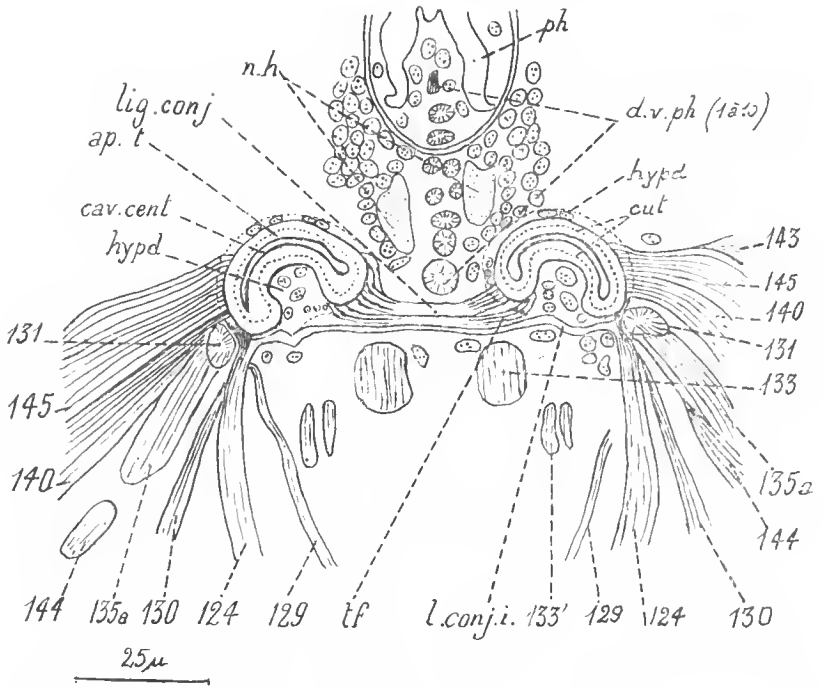

Fig. 7. — Coupe transverse des bras tentoriaux dans la région du pont antérieur.

1. Pont pseudo-tentorial antérieur

Le pont « tendineux » pseudo-tentorial antérieur apparaît sur les coupes (à un grossissement de 1200 environ) (fig. 7) comme formé de fibres parallèles transverses colorées en vert ou en gris-vert par le vert-lumière. Elles relient les bords médiaux des deux bras tentoriaux *c* et forment trois lames conjonctives superposées qui se touchent au moins en leur milieu. Les lames supérieure et moyenne, parfois confondues, se rattachent l'une et l'autre, latéralement, à l'épiderme médial de chaque bras tentorial dont les cellules s'allongent en s'hypertrophiant et forment, de chaque côté, deux groupes (un pour chaque lame) qui se colorent en rouge par l'éosine. Ces groupes, striés en long au point de paraître formés de fibres musculaires, s'en distinguent parce qu'ils sont dépourvus de toute striation transversale. Les cellules à noyau allongé qui les constituent renferment des tonofibrilles, c'est-à-dire des faisceaux de microtubules. Celles de droite sont unies à celles de gauche par des fibres conjonctives d'origine vraisemblablement mésodermique, si l'on en juge, à défaut d'étude ultramicroscopique particulière, par les recherches récentes sur des formations de liaison homologues chez les Chilopodes (Fuller, 1964) ou de même apparence, telles que la formation hypopharyngienne transverse (*FHT*) de la Blatte *Blabera craniifer* B. (Moulins, 1968, 1970), la formation interfulcrale de *Forficula auricularia* L. (Moulins, 1969), les « endosternites » des Collemboles et Diploures (François, 1968, 1970, 1971). Ces formations sont toutes de nature épithélio-conjonctive.

La lame conjonctive inférieure, peu épaisse, sert d'aponévrose en avant du pont aux deux muscles adducteurs basi-mandibulaires antérieurs (*abma* : *143a*) (fig. 16 et 18) et aux deux adducteurs sternaux de la lacinia (*asl* : *137*). Ces derniers confondent d'ailleurs leur origine avec celle des muscles labiaux médians antérieurs (*alma* : *128*).

Cette aponévrose n'a aucun contact direct avec les bras tentoriaux bien qu'elle adhère au front du pont pseudo-tentorial antérieur.

Une série de muscles appendiculaires sternaux se rattachent aussi à la lame conjonctive ventrale de ce pont, lame qui leur sert d'aponévrose. Quelques-unes de leurs fibres peuvent être en outre fixées par des tonofibrilles sur le côté externe de l'apophyse tentoriale correspondante (fig. 7).

Cette série comprend :

— des muscles maxillaires (fig. 16) :

adducteur	maxillaire	stipital	antérieur	(*amsva* : *130*)
»	»	»	postérieur	(*amsvp* : *131*)
»	»	»	dorsal	(*amsd* : *135a*)

— des muscles labiaux (fig. 18) :

adducteur labial latéral	(*all* : *124*)
protracteur labial antérieur	(*pla* : *121*)
adducteur labial médian postérieur	(*almp* : *129*)
rétracteur labial antérieur	(*rla* : *126*)
rétracteur lingual	(*rl* : *127*)

Étant données sa fonction tentoriale et sa structure épithélio-conjonctive, donc non chitineuse, on peut qualifier le pont antérieur de pont pseudo-tentorial antérieur.

2. Pont pseudo-tentorial postérieur

Un second pont épithélio-conjonctif unit les extrémités postérieures des bras tentoriaux. Il est beaucoup plus étroit que le premier. Il est aussi pseudo-tentorial par sa nature et sa fonction.

Il comprend trois niveaux superposés. Le niveau inférieur est, comme au pont antérieur, une lame conjonctive aponévrotique reliant une partie des fibres des deux muscles symétriques postéro-apodémaux transverses inférieurs (*141*), les autres fibres de ces mêmes muscles s'insèrent directement sur l'extrémité postérieure des bras tentoriaux par insertion étalée (fig. 8).

Ce premier niveau est surmonté de deux couches épithélio-conjonctives superposées, tendues médialement entre les bases des colonnettes tentoriales postérieures, donc à l'extrémité postérieure des bras tentoriaux.

Jusqu'ici, la constitution du pont postérieur est la même que celle du pont antérieur. Mais, sur son plan sagittal, le pont postérieur présente une excroissance ventrale et une dorsale. Celle-ci donne insertion à deux petits muscles obliques symétriques, issus chacun de la moitié inférieure de la face médiale d'une colonnette terminale. Ces petits muscles sont les interapodémaux postérieurs : *iapp* (fig. 8 : *151*).

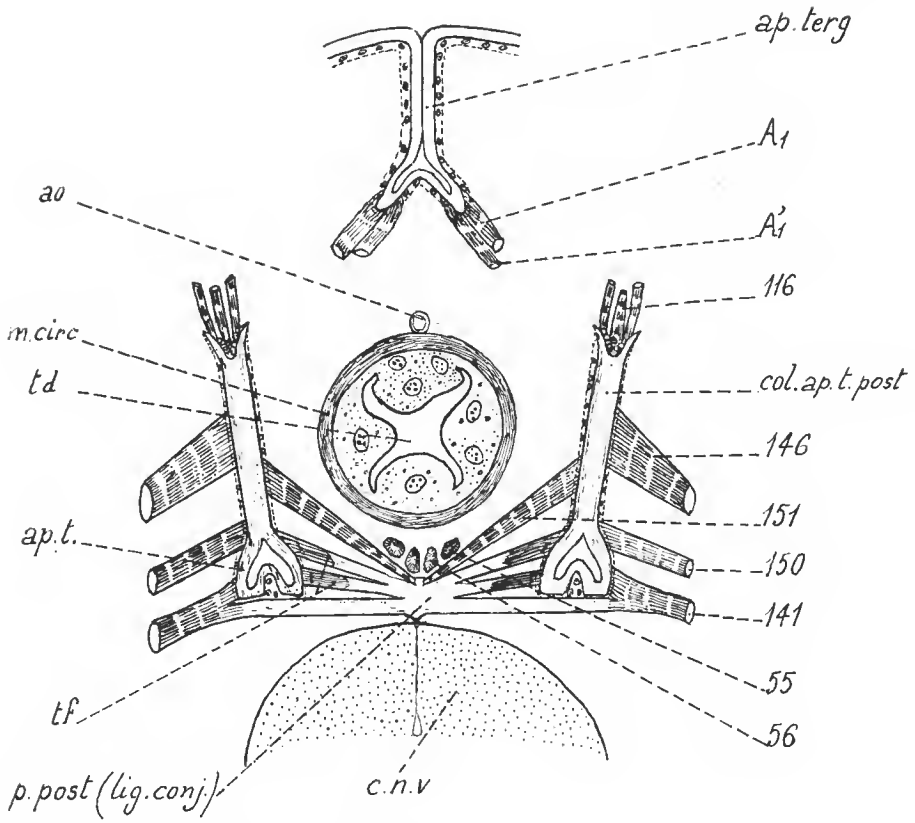

Fig. 8. — Coupe transverse des bras tentoriaux dans la région du pont postérieur.

c — *Muscles suspenseurs de l'ensemble apophysaire hypopharyngien*

L'ensemble apophysaire hypopharyngien que nous venons de décrire est relié au crâne par des muscles suspenseurs antérieurs et postérieurs (fig. 3).

En avant, de chaque côté, un groupe de trois muscles suspenseurs apophysaires antérieurs (sa_1, sa_2, sa_3), issus du clypéo-frons, s'insèrent par l'intermédiaire d'un unique et long tendon sur le « processus transverse » *b* ou bras mandibulo-épipharyngien, un peu avant son union avec le bras oral *a* issu de l'hypopharynx. Deux de ces muscles, nés latéralement l'un derrière l'autre, sont inclinés obliquement de dehors en dedans. Le plus antérieur, sa_1, vient de la région latérale, probablement clypéale, du clypéo-frons. L'autre, sa_2, situé un peu en arrière, naît au niveau de la base de l'antenne et plonge de la même façon que le premier. Le troisième muscle, sa_3, naît médialement, tout à fait au sommet de la région frontale, entre les branches de la suture en Y. A l'inverse des deux précédents, il plonge

obliquement de la ligne médio-dorsale de la capsule vers le point d'insertion commun, plus latéral, sur le bras mandibulo-épipharyngien *b* [1].

Signalons en passant qu'un faisceau musculaire divergent part du sommet de l'angle formé avec le « processus transverse » par le tendon d'insertion des suspenseurs cités. Les fibres, de direction transverse médiale, s'écartent en éventail pour s'insérer sur l'intima du stomodeum. Il s'agit du muscle dilatateur latéral du pharynx : *dlph* (fig. 3, 6).

En arrière, une seule paire de muscles, de trois faisceaux chacun, assure la suspension des bras tentoriaux *c*. Chacun de ces muscles est originaire de la marge latérale du trou occipital. Leurs trois faisceaux s'insèrent dans les intervalles des branches terminales de la pièce en forme de candélabre qui coiffe l'extrémité de chaque bras tentorial. Ces muscles sont les suspenseurs tentoriaux postérieurs *stp* : *116* (fig. 3 et 8).

La région terminale de chaque apophyse est, en outre, reliée latéralement au bord inférieur de la capsule céphalique par l'intermédiaire de plusieurs muscles de direction générale transverse.

De chaque côté, un assez gros muscle, qui se divise en deux faisceaux, s'insère largement le long de la colonnette terminale. Il plonge, en obliquant un peu vers l'avant, en direction du bord inférieur de la capsule céphalique où chacun des deux faisceaux se fixe par un long tendon, à peu de distance en arrière de l'articulation de la basi-mandibule. C'est le muscle postéro-apodémal transverse supérieur (*pats* : *146* et *146'*) (fig. 4 et 8).

Deux autres muscles joignent latéralement le pied de la colonnette terminale au bord inférieur de la capsule céphalique. Ce sont : les muscles postéro-apodémal transverse inférieur (*pati* : *141*), dont il a déjà été question ci-dessus, et postéro-apodémal transverse moyen (*patm* : *150*). Ces deux muscles, à peu près parallèles, vont s'insérer sur une courte apophyse longitudinale interne, au bord inférieur de la capsule céphalique.

Ils n'ont aucun rapport avec la maxille. Ils sont d'ailleurs innervés par le premier nerf intercalaire, entre tête et tronc, qui ne peut leur envoyer comme fibres nerveuses céphaliques que des fibres labiales. Le pont pseudo-tentorial postérieur ne saurait donc être qualifié de « tendon maxillaire transverse » comme l'a fait Manton (1964).

Les deux tigelles que les auteurs ont appelées « apophyses hypopharyngiennes » comportent chacune trois parties que nous avons désignées par les lettres *a*, *b*, *c*. Les pièces *a* et *b* (bras oral et bras mandibulo-épipharyngien) sont des pièces exosquelettiques qui servent de suspensorium hypopharyngien. La tigelle *c*, qui naît par invagination du fond mandibulo-épipharyngien de la cavité préorale, fait seule partie de l'endosquelette. Étant donnés sa structure et son rôle de support de muscles, notamment des appendiculaires sternaux, elle peut être considérée comme apophyse tentoriale ou bras tentorial et c'est ainsi que nous l'avons désignée, confirmant par là l'opinion ancienne de Snodgrass (1928) et la terminalogie de Manton (1964).

L'ensemble, formé par les deux « apophyses hypopharyngiennes » et les deux ponts transversaux qui les réunissent, est suspendu d'une manière souple au clypéo-frons, à la région occipitale et aux bords latéraux inférieurs de la capsule céphalique.

1. Ainsi, les muscles sa_1, sa_2, sa_3 sont les suspenseurs du « suspensorium hypopharyngien » constitué par l'apophyse transverse et par le bras oral. Deux de ces muscles au moins, sa_2 et sa_3, sont issus de la région très vraisemblablement frontale du clypéo-frons. Comme ils passent, en outre, au-dessus des racines ventrales du ganglion frontal, ils ont non seulement un rôle comparable à celui des muscles rétracteurs des angles oraux (*rao*) des Insectes, mais aussi les mêmes relations morphologiques.

Mais il n'y a pas union des colonnettes apophysaires tentoriales postérieures (en candélabres) avec l'apophyse bifurquée du vertex sus-jacente, de manière à créer en cet endroit un anneau « tendineux » continu autour de l'œsophage, anneau qui serait le suspenseur postérieur élastique de l'échafaudage tentorial, ce que MANTON a indiqué à tort. La suspension tergale postérieure des bras tentoriaux se fait par une paire de muscles suspenseurs tentoriaux postérieurs : *stp 116*.

La souplesse de la suspension musculaire de l'ensemble apophysaire tentorial trouve son application dans le mouvement d'abduction du lobe gnathal de la mandibule (cf. p. 1214).

B. — APODÈME MÉDIAN DU VERTEX
(Fig. 3, 8, 9)

Une autre formation endosquelettique est d'origine crânienne. A la suture coronale correspond un endophragme ou crête médiane interne, peu importante à la vérité, qui se transforme à l'arrière en une lame plongeante, située dans le plan sagittal (*ap.terg* : fig. 3, 8, 9). Celle-ci est bifurquée, dans un plan transverse, à son extrémité inférieure qui surplombe à faible distance l'aorte et l'œsophage. C'est une structure chitineuse qui présente en coupe transversale la forme d'un Y renversé. On la suit sur trois ou quatre coupes (30 μ environ) et elle se termine dans le même plan transverse que les structures en forme de candélabres ou de chenets que portent les apophyses tentoriales à leur extrémité postérieure. En coupe, cette formation se montre formée de deux feuillets ectodermiques séparés par une cavité, ce qui prouve qu'elle est le résultat d'une invagination du tégument crânien dans le plan sagittal (fig. 8).

De l'extrémité inférieure de chaque branche terminale partent : vers l'avant, une paire de muscles antennaires d'origine tergale notés A_1 et A'_1 (fig. 3 et 8) qui font tourner l'antenne correspondante vers l'extérieur et vers le haut ; vers l'arrière, un muscle longitudinal dorsal interne (*LDi*). C'est le premier de la série qui se suit sous les tergites, de chaque côté du corps, jusqu'à l'extrémité postérieure du tronc [1].

III. MUSCULATURE CÉPHALIQUE

L'étude de l'endosquelette de la tête était nécessaire avant d'aborder le tableau de la musculature céphalique. Nous ne reviendrons pas sur les muscles suspenseurs de l'ensemble apophysaire tentorial et nous signalerons, au passage, les quelques muscles qui n'ont aucun rapport avec l'endosquelette, afin d'obtenir un tableau complet.

On peut distinguer dans l'ordre des segments auxquels ils appartiennent : les muscles antennaires, dilatateurs du pharynx, mandibulaires, maxillaires, labiaux, et les muscles assurant la liaison entre la tête et le tronc.

1. Il est formé de deux grosses fibres que nous avons notées A et B. Il reçoit une innervation par une branche d'intercalaire qui lui apporte des fibres nerveuses du 1er et du 2e neuromères du tronc. C'est un intersegmentaire (cf. RAVOUX, 1962) ou mieux un bisegmentaire.

A. — Muscles antennaires
(Fig. 9, 10)

Rappelons succinctement que, chez les Symphyles, chaque antenne est portée en avant et en haut de l'échancrure crânienne latérale membraneuse qui est au-dessus de chaque mandibule et qui est limitée en avant par la région épistomienne. Une étroite bande sclérifiée pleurostomienne partage longitudinalement cette échancrure en deux plages : l'inférieure porte l'orifice trachéen au contact de la mandibule : la plage supérieure porte l'antenne en avant et l'organe de Tömösvary en arrière (fig. 2).

L'articulation de l'antenne est monocondylienne et mésodorsale [1]. Elle se fait sur un condyle situé à l'extrémité antérieure voisine de la suture en Y.

Les antennes de *Scutigerella immaculata* comportent chez l'adulte un nombre d'articles variable avec l'individu (de 22 à 55). Elles peuvent atteindre la moitié de la longueur du corps [2]. A la suite d'accidents suivis de régénération incomplète, le nombre des articles est rarement le même à droite et à gauche. En extension, les articles ont la forme de grains de chapelet ; mais ils prennent souvent la forme de coupes qui peuvent se télescoper, s'emboîter l'une dans l'autre, quand l'antenne est en rétraction.

Garnies de soies tactiles, disposées en un ou deux cercles sur la partie renflée de chaque article, avec en plus des trichomes sur le dernier article qui est en forme de courte massue, les antennes sont des organes sensoriels (tactiles et olfactifs) extrêmement mobiles qui servent aussi parfois à la locomotion de l'animal.

Chaque article antennaire est muni d'une musculature particulière qui lui donne valeur d'article vrai (Imms, 1939).

L'intérieur de l'antenne est parcouru par deux gros nerfs parallèles dont l'un, moteur, commande toute cette musculature intrinsèque, tandis que l'autre, sensitif, dessert les soies tactiles et les trichomes.

La musculature extrinsèque est issue, d'une part, de l'apophyse médiane du vertex (muscles A_1 et A'_1), d'autre part du tiers postérieur de l'apophyse tentoriale située du même côté (muscles A_2, A'_2 et A_3).

On peut dresser des muscles antennaires la liste suivante (fig. 9) :

muscle antennaire	tergal	élévateur	: (*ant.t.el*)	A_1
» »	»	extenseur	: (*ant.t.ext*)	A'_1
» »	sternal	abaisseur	: (*ant.st.ab*)	A_2
» »	»	fléchisseur	: (*ant.st.fl*)	A'_2
» »	»	élévateur et extenseur	: (*ant.st.el.e*)	A_3

1. Il en est de même chez les Chilopodes et les Diplopodes. Chez les Insectes Ptérygotes le pivot unique est ventro-latéral. Chez les Machilides et les Lépismides, il y a deux condyles.

2. Les larves présentent aux stades successifs : 6 articles antennaires au stade à 6 pp. dont 2 basaux en division sous la cuticule, puis 13 articles au stade à 7 pp., 15 articles au stade à 8 pp., 17 articles au stade à 9 pp., 19-21 articles au stade à 10 pp., 22 articles au stade à 11 pp., 22 à 26 articles chez les jeunes adultes (à 12 pp.).

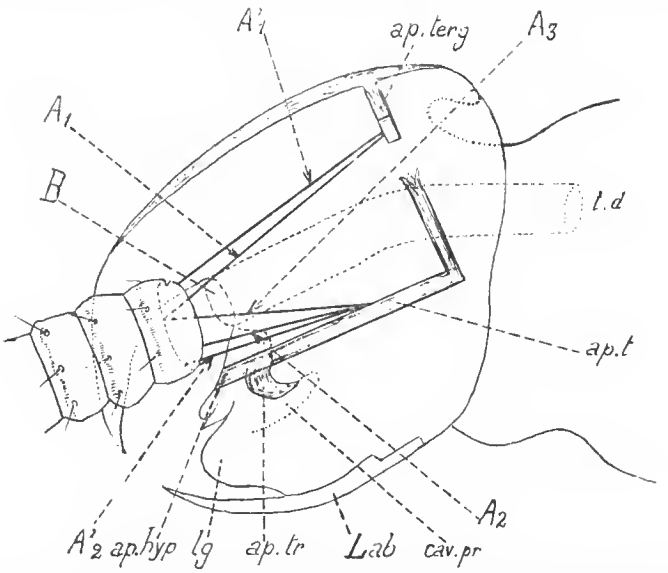

Fig. 9. — Coupe schématique sagittale de la tête de *Scutigerella immaculata* N. montrant les « apophyses hypopharyngiennes », l'apophyse tergale et les muscles antennaires.

B. — Muscles dilatateurs du pharynx
(Fig. 3, 6, 7, 10, 13)

a — *Dilatateurs ventraux*

Du pont conjonctif postérieur part un « tendon » horizontal dans le plan sagittal, sous le stomodéum. Son origine est double : il est formé par l'union de deux cordons de fibres conjonctives venant tant de l'extrémité droite que de l'extrémité gauche du pont. Le « tendon » médian résultant sert de base de départ à cinq paires de petits muscles dph_1 à dph_{10} qui le quittent successivement, vers l'avant, de plus en plus loin du pont et qui, après un parcours longitudinal, remontent l'un après l'autre, pour aller s'insérer sous le pharynx, de plus en plus près de la bouche (fig. 3 et 7).

Ces petits muscles sont donc pairs à leur origine ; ils deviennent impairs secondairement en passant l'un après l'autre dans le plan sagittal avant d'atteindre la paroi pharyngienne. Depuis leur naissance et pendant toute la traversée du collier œsophagien vers l'avant, ils sont logés, avec leur tendon originel, entre le stomodéum et la chaîne nerveuse sous-jacente, creusée à cet effet en gouttière à son sommet (fig. 10).

La paroi pharyngienne comprend de l'extérieur vers l'intérieur :
— une musculeuse formée de fibres musculaires annulaires,
— un épithélium unistratifié protégé par une intima chitineuse en bordure de la cavité centrale.

Les dilatateurs ventraux du pharynx traversent la musculeuse et par des tonofibrilles s'insèrent sur l'intima.

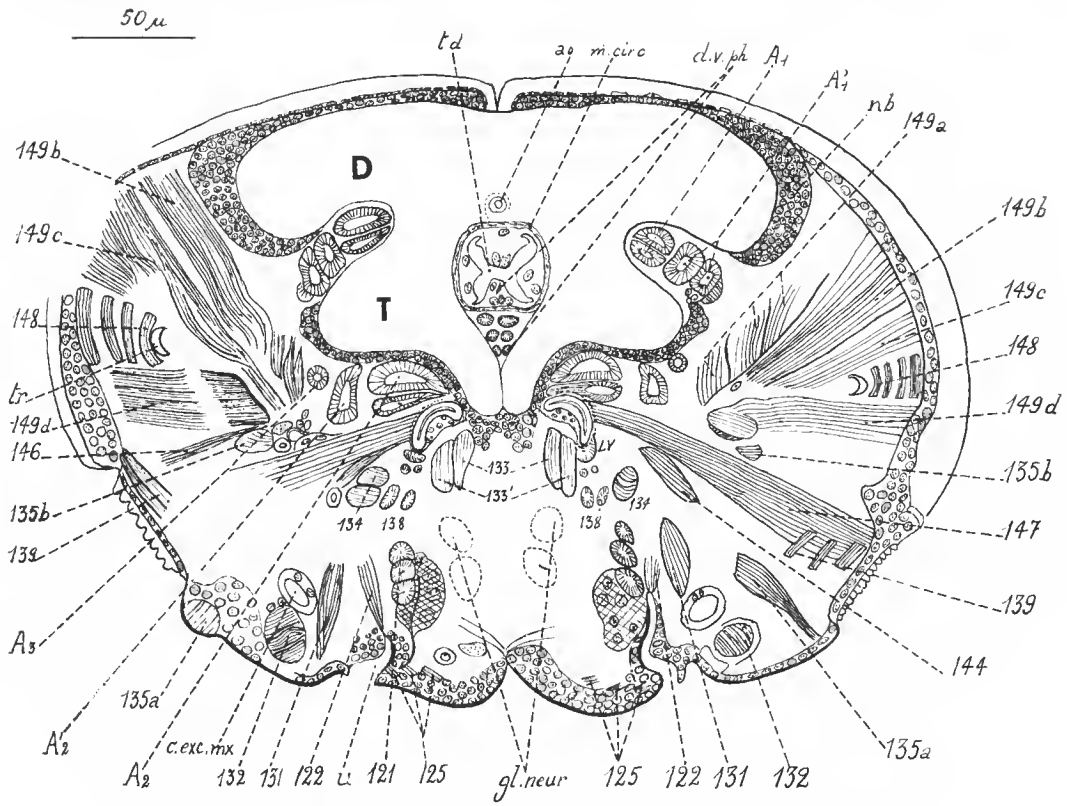

Fig. 10. — Coupe transverse de la tête de *Scutigerella immaculata* N. entre les deux ponts épithélio-conjonctifs.

La cavité centrale du pharynx présente quatre profonds sillons longitudinaux qui donnent à la section la forme d'une croix de Saint-André. C'est sur l'intima du petit plateau séparant les deux branches inférieures de cette croix que se font les insertions successives des dilatateurs ventraux du pharynx (fig. 13). Ils disparaissent vers l'avant dans l'ordre où ils sont apparus à partir de l'arrière. On peut remarquer que le plus postérieur (10) disparaît à peu près au niveau où le plus antérieur apparaît, sensiblement au niveau du bord postérieur du pont antérieur (fig. 3).

A cet endroit, tous les dilatateurs ventraux du pharynx ayant franchi le collier œsophagien cheminent vers l'avant au-dessus des deux nerfs hypopharyngiens (fig. 7 et 13 : *nh*) ou racines ventrales du ganglion frontal. Ils reçoivent de ces nerfs des filets nerveux : leur innervation est donc tritocérébrale. Ils ont passé au-dessus de la commissure tritocérébrale incluse dans la partie tout à fait antérieure de la masse sous-œsophagienne et, plus loin vers l'avant, ceux qui n'ont pas encore terminé leur course — ils sont six — passent tous au-dessus d'une fausse commissure antérieure (C) [1]. Aucun d'eux ne passe sous C et,

1. Cette commissure C forme la partie inférieure du cercle oral qui entoure vers l'avant l'œsophage et qui représente dans sa partie latéro-supérieure un ganglion frontal non localisé. Du sommet du cercle part le nerf récurrent.

en conséquence, ne va se terminer sous le cibarium. Il n'y a donc pas de muscles dilatateurs du cibarium chez les Symphyles.

b — *Dilatateurs dorsaux*

Les muscles dilatateurs dorsaux ou suspenseurs dorsaux du pharynx sont de direction radiaire. Ils sont en principe au nombre de trois paires. Nous les notons $d.d.ph_1$, $d.d.ph_2$, $d.d.ph_3$ (fig. 3).

La paire antérieure $d.d.ph_1$ (fig. 6) est originaire du clypéo-frons. Chaque muscle de cette paire comprend deux faisceaux qui traversent obliquement la paroi dorsale du pharynx et s'insèrent sur l'intima.

Un peu plus en arrière, la seconde paire $d.d.ph_2$, originaire de la partie supérieure du clypéo-frons (près de la suture en Y), pénètre obliquement dans la paroi supérieure du pharynx pour s'insérer aussi sur l'intima chitineuse.

La troisième paire $d.d.ph_3$ est située immédiatement derrière la seconde avec laquelle elle se confond parfois.

c — *Dilatateurs latéraux*

Les dilatateurs latéraux du pharynx sont au nombre d'une seule paire. Il en a déjà été question au sujet des muscles suspenseurs de l'ensemble apophysaire hypopharyngien (cf. p. 1203). Nous les notons *d.l.ph* (fig. 6). Chacun d'eux est un muscle en éventail, originaire du sommet de l'angle formé par le tendon d'insertion des suspenseurs apophysaires antérieurs et le « processus transverse » (*b*) de l'apophyse hypopharyngienne des auteurs. Il s'insère largement sur la partie inféro-latérale de l'intima qui tapisse la cavité pharyngienne [1].

C. — Muscles mandibulaires
(Fig. 4, 11, 12, 13, 14)

Les Symphyles sont, avec les Diplopodes, les seuls Trachéates possédant une mandibule composée. Mais, elle ne comporte que deux parties, une basi-mandibule et un lobe gnathal, tandis que chez les Diplopodes la partie basilaire se subdivise en un « cardo » et un « stipes », d'ailleurs non articulés. L'article basi-mandibulaire (fig. 2 et 11 : *bmdb*) des Symphyles a une section transversale semi-ovalaire et sa cavité n'est pas séparée de celle de la tête. Verhoeff (1933) le considérait comme pleurite. Mais Tiegs (1940) a montré par l'embryologie sa nature mandibulaire.

D'ailleurs, il s'articule en arrière par un condyle qui s'insère dans une glène portée par le bord de la capsule céphalique retroussé vers l'intérieur. La mandibule a donc une plus grande liberté de mouvement que chez les Diplopodes où il y a un second condyle, situé très en avant.

1. Pour l'innervation, tous ces muscles dépendent, de même que les suspenseurs antérieurs apophysaires sa_1, sa_2, sa_3, du cercle oral, c'est-à-dire du ganglion frontal ou système stomato-gastrique.

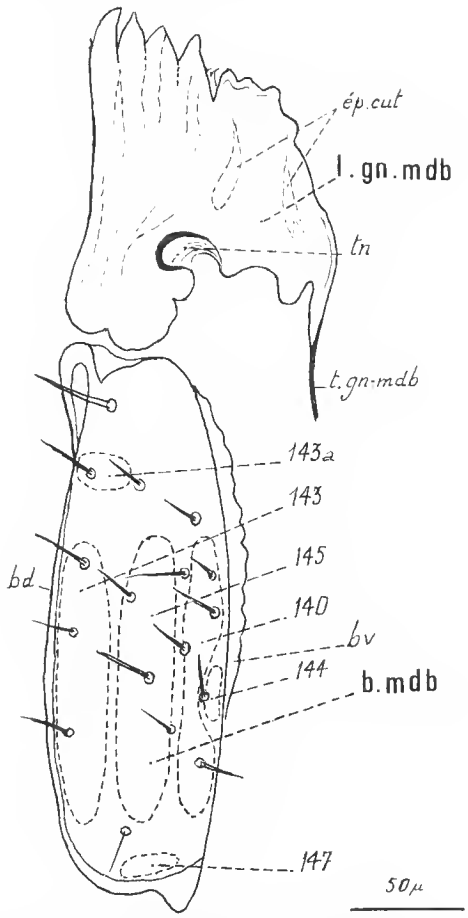

Fig. 11. — La mandibule de *Scutigerella immaculata* N. (vue ventrale).
Les insertions musculaires, supposées vues par transparence, sont figurées en pointillés.

a — *Muscle du lobe gnathal*

Le lobe gnathal est l'article mobile par excellence. Il se meut dans la cavité préorale entre l'hypopharynx et l'épipharynx, tournant autour d'une charnière oblique située à l'extrémité distale de la basi-mandibule (fig. 11). Le bord triturant est partagé en deux plages mastieatrices armées de dents. La plage externe porte quatre dents aiguës, la plage médiale quatre à cinq dents mousses et, entre les deux, est une dépression à chitine plus mince où l'on aperçoit une ou plusieurs petites pointes.

La face supérieure de chaque lobe gnathal mandibulaire présente au voisinage de la charnière une sorte de tenon (*tn*) (fig. 11) qui vient buter au repos contre un pli sclérifié de l'épipharynx (fig. 1 : *scl.inc*).

Du sommet inféro-médial du lobe gnathal part un fort tendon chitineux qui s'élargit en une lame conjonctive de même nature que les ponts des apophyses : elle ne résiste pas

à l'action de la potasse ou de l'acide lactique. Le plan de cette lame est incliné de 45° environ par rapport au plan sagittal et il plonge médialement. C'est une base d'insertion pour cinq larges faisceaux de fibres musculaires dont l'ensemble forme le puissant muscle adducteur du lobe gnathal mandibulaire : *149* (fig. 12).

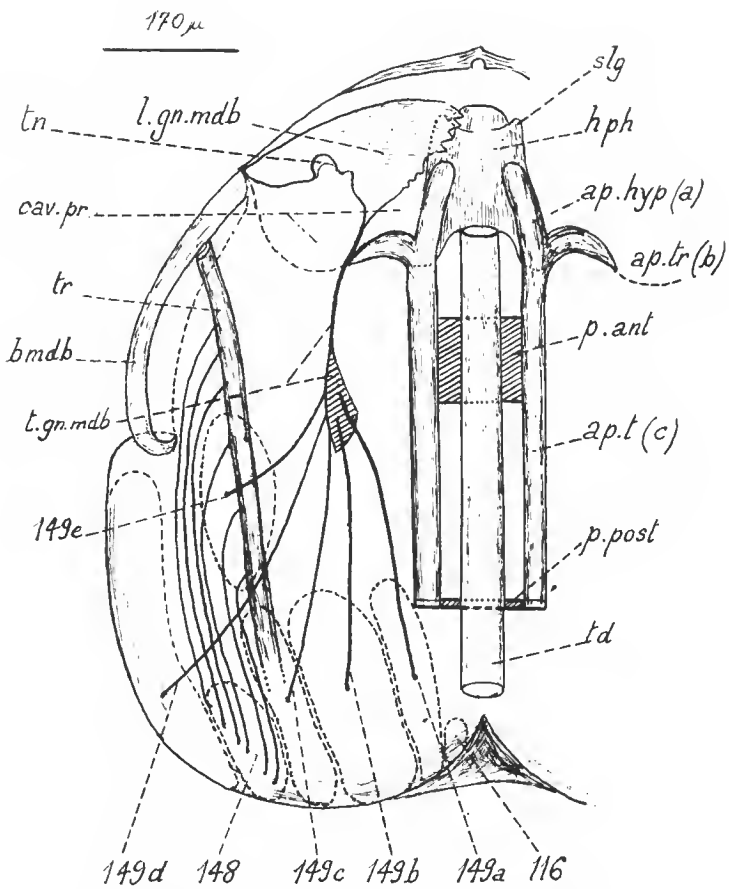

Fig. 12. — Musculature dorsale de la mandibule.

Deux de ces faisceaux, *a* et *b*, s'insèrent sur la face médiale de la lame « tendineuse » ; les trois autres, *c*, *d*, *e*, s'insèrent sur sa face externe.

Les faisceaux *a* et *b* viennent de la partie postéro-supérieure du crânium. Les faisceaux *c* et *e* d'une part, *d* d'autre part, originaires de la face latéro-postérieure du crânium, encadrent étroitement sur les côtés, le muscle adducteur dorsal de la basi-mandibule (*148*).

Tout l'arrière de la capsule céphalique est donc occupé par cette énorme musculature presque entièrement au service des lobes gnathaux mandibulaires.

b — *Musculature de la basi-mandibule*

L'article basal de la mandibule reçoit surtout des muscles issus de l'apophyse tentoriale située du même côté que lui. Ce sont des muscles sternaux. Il reçoit aussi un adducteur dorsal.

— Muscles adducteurs ventraux (sternaux)

On distingue en avant trois muscles de direction générale transverse qui, venant de l'apophyse tentoriale, plongent vers le sclérite mandibulaire, latéralement. Ils naissent dans la région qui supporte le pont conjonctif antérieur. Cheminant chacun à un niveau différent, ils gagnent, l'un le bord supérieur, l'autre la partie moyenne, le troisième le bord inférieur du sclérite basi-mandibulaire. Ce dispositif ne se rencontre que chez les Mandibulates inférieurs.

On observe ainsi (fig. 4 et 13) des muscles adducteurs basi-mandibulaires supérieur (*abms* : *143*), moyen (*abmm* : *145*) et inférieur (*abmi* : *140*).

Ces muscles sont précédés d'un basi-mandibulaire antérieur qui n'a aucun contact avec l'apophyse tentoriale correspondante car il est lié directement à son symétrique par

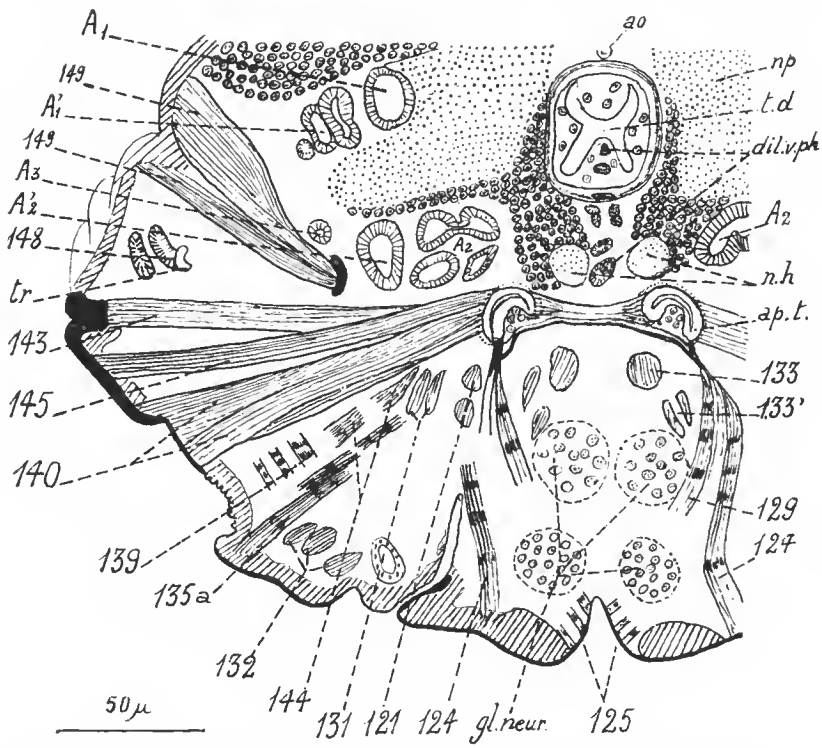

Fig. 13. — Coupe transverse de la tête de *Scutigerella immaculata* N. montrant, entre autres, les muscles adducteurs mandibulaires sternaux.

une aponévrose qui forme le front basal du pont antérieur. Nous l'appelons : muscle adducteur basi-mandibulaire antérieur *abma* : *143a* (fig. 4, 16, 18).

Cette aponévrose concerne aussi le muscle extenseur sternal de la lacinia *137* et le muscle adducteur labial antérieur *128*. Elle rappelle, bien que plus réduite, celles que l'on trouve chez les Diplopodes ou chez les Machilidés.

L'action adductrice des muscles mandibulaires cités ci-dessus est renforcée par celle d'un petit muscle né sur l'apophyse tentoriale, beaucoup plus en arrière, aux trois quarts de sa longueur et qui revient vers l'avant en diagonale en dessous des muscles précédents pour s'insérer contre le bord inférieur du sclérite basi-mandibulaire vers le milieu de sa longueur. C'est le muscle adducteur basi-mandibulaire postérieur *abmp* : *144*.

— Muscle abducteur ventral (sternal)

Le seul muscle antagoniste de ces muscles adducteurs transverses naît sur la seconde moitié de l'apophyse tentoriale, derrière les adducteurs transverses *143*, *145*, *140*. Sa base est très large et il s'insère sur une étroite surface, très près de l'articulation de la basi-mandibule avec le bord de la capsule céphalique. Une traction de ce muscle a un effet abducteur. C'est pourquoi nous le désignons : muscle abducteur basi-mandibulaire *abbm* : *147* (fig. 4).

— Muscle adducteur dorsal

La musculature ventrale d'adduction de l'article basi-mandibulaire est complétée de chaque côté par un muscle dorsal issu de la région postéro-latérale du crâne (fig. 12 et 13 : *148*). Il est formé de six faisceaux de fibres qui naissent séparément et, après un court trajet transversal, se mettent en parallèle, se dirigeant vers l'avant. Ils longent alors la grosse trachée terminale sur laquelle ils s'insèrent successivement. Rappelons qu'il s'agit d'un collecteur des trachées céphaliques et de leurs ramifications dans les trois premiers segments du tronc. Chaque trachée terminale a une section en fer-à-cheval dont la convexité est tournée vers le dehors. Sa forte paroi chitineuse est dépourvue d'épaississement spiralé. Mais elle est munie de soies assez longues à l'intérieur de sa cavité. Il n'y a pas d'appareil de fermeture. Le spiracle terminal est creusé en cuiller et son fond concave est garni de longues soies. Ce spiracle est contigu au bord supérieur de l'article basal de la mandibule.

On conçoit donc que toute traction exercée par le muscle *148* sur la trachée terminale entraîne l'adduction de la basi-mandibule. Ainsi, la trachée terminale est également un support de muscles, propriété qui rappelle celle des poches trachéennes des Diplopodes. Le muscle *148* peut être désigné, étant donnée sa fonction, sous le nom de muscle adducteur mandibulaire dorsal *abmd* : *148*.

Remarque : Il y a aussi antagonisme entre ce dernier muscle *148* et le muscle adducteur basi-mandibulaire postérieur *144*, ce qui peut provoquer un balancement du sclérite basi-mandibulaire autour de son axe longitudinal.

c — *Mouvements mandibulaires*

Dans son étude des mécanismes mandibulaires des Arthropodes, Manton (1964) a été amené à décrire la musculature mandibulaire et maxillaire des Symphyles avant d'en expliquer le fonctionnement. Nous avons donc comparé nos résultats à ceux de cet auteur.

En ce qui concerne la musculature basi-mandibulaire, MANTON présente deux groupes de muscles. Le 1er groupe comprend deux muscles notés *4* et *5* allant de l'apophyse tentoriale à la marge postérieure de la basi-mandibule, au voisinage du condyle : ils sont abducteurs. Le seul des muscles qui répond à ces conditions parmi ceux que nous avons observés est le *muscle abducteur basi-mandibulaire* (*147*). Il correspond au muscle *5* de MANTON. Nous ne retrouvons pas l'équivalent du muscle *4*.

L'antagoniste de ces muscles *4* et *5* est, pour MANTON, le muscle qu'elle a noté *1*, issu de l'arrière de la tête et qui s'insère au fond, dit l'auteur, « d'une profonde, mais étroite invagination de l'ample membrane articulaire sur la marge intérieure du segment basal ». Nous reconnaissons là notre *muscle adducteur mandibulaire dorsal* (*148*) par sa position et sa fonction. Mais notre description est bien différente de celle de l'auteur anglais qui ne fait pas mention du support trachéen de ce muscle. Cette relation entre trachée céphalique et musculature n'a d'ailleurs jamais été signalée.

Le 2e groupe de muscles comprend deux muscles notés *6* et *7* par MANTON (1964, fig. 56, 57, 59), adducteurs de la basi-mandibule, qui par leur position et leur fonction, correspondent à nos muscles *145* et *140*. Mais le muscle *3* de MANTON qui, d'après son origine, évoque nos muscles *143* et *143a* ne peut leur correspondre, étant donné son insertion près du condyle de l'article de base de la mandibule, ce qui en fait un abducteur. Quant au muscle *2* de MANTON, c'est à peu près certainement notre muscle *146*. Or, ce muscle n'est pas, selon nous, au service de la mandibule (cf. p. 1204). C'est un muscle qui constitue un dispositif d'ancrage postéro-latéral de l'échafaudage apophysaire tentorial.

La musculature du lobe gnathal mandibulaire se réduit à un seul muscle. Le muscle *8* de MANTON correspond en gros à notre *muscle adducteur du lobe gnathal mandibulaire algm* : *149a*, *b*, *c*, *d*, *e* (fig. 12) par son origine sur la surface latéro-dorsale du crânium et par son insertion sur la lame « tendineuse » du lobe gnathal.

Mais ce muscle n'a pas d'antagoniste. Comment se réalise alors l'abduction du lobe gnathal ? Selon MANTON (1964), il y a mouvement vers l'avant de l'ensemble formé par les deux apophyses tentoriales unies par leurs ponts conjonctifs. Ceci se produit à la suite d'une traction exercée sur chaque apophyse par un muscle « *protracteur tentorial* » inséré sur le « *processus transverse* » et originaire du clypéo-frons. Ce mouvement a pour résultat d'entraîner vers l'avant le tendon du lobe gnathal, tendon qui, selon l'auteur, repose sur le coussinet du « *processus transverse* ». Ce lobe ainsi écarté entre en abduction.

Son adduction par action directe du muscle *8* (notre *149*) s'accompagnerait d'un recul de l'ensemble apophysaire tentorial, réalisé à la suite d'une traction du muscle « *rétracteur tentorial* » inséré sur le « *processus transverse* », traction conjuguée avec une réaction élastique du suspenseur postérieur des apophyses. Ce suspenseur, « tendineux », serait relié, selon MANTON, à l'apodème médian du vertex.

Cette explication qui rappelle celle qui a été donnée pour les mouvements abducteurs du lobe gnathal de la mandibule des Diplopodes (FECHTER, 1961) nous paraît en partie valable, malgré quelques erreurs d'ordre anatomique.

Selon nous, le muscle protracteur de MANTON correspond en réalité à nos deux muscles apophysaires antérieurs : sa_1 et sa_2 (fig. 3).

Le tendon cuticulaire du lobe gnathal est en contact tangentiel avec la pointe latérale de l'apophyse transverse, avant de s'élargir pour former la base d'insertion des cinq faisceaux du muscle adducteur du lobe gnathal mandibulaire : *149*, *a*, *b*, *c*, *d*, *e*, muscle qui correspond

au muscle *8* de Manton. Le mouvement vers l'avant de l'échafaudage apophysaire tentorial écarte donc latéralement le tendon cuticulaire du lobe gnathal et provoque, par suite, l'abduction au moins partielle de ce dernier.

Son adduction est l'œuvre du puissant muscle *149* (ou *8* de Manton). Elle doit obligatoirement s'accompagner du recul de l'ensemble formé par les deux « apophyses hypopharyngiennes » et leurs ponts transverses. Ce recul a lieu sous l'action concordante de trois muscles :

— le muscle *149* déjà cité, dont la contraction entraîne son tendon vers l'arrière ainsi que l'apophyse transverse qui reste au contact de ce dernier ;

— le muscle suspenseur antérieur sa_3 de l'apophyse tentoriale (fig. 3) (correspondant au muscle *rétracteur tentorial* de Manton) qui en se contractant tire sur l'apophyse transverse en direction de l'arrière ;

— notre muscle suspenseur tentorial postérieur *stp* : *116*, non signalé par Manton qui a invoqué par contre la réaction élastique d'une suspension tendineuse reliant l'apodème médian du vertex aux extrémités en candélabres des apophyses tentoriales. Or nous n'avons pas observé une telle suspension.

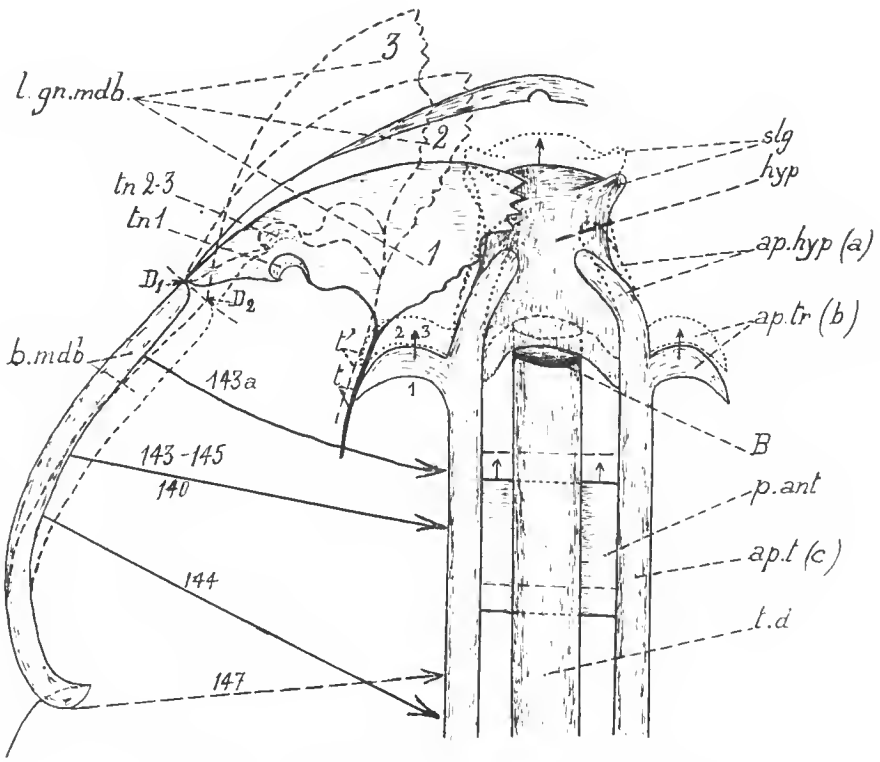

Fig. 14. — Abduction du lobe gnathal mandibulaire.
1, position d'adduction ; *2*, position d'abduction moyenne ; *3*, position d'abduction totale ; *t*, tendon en position *1* ; *t'*, tendon en position *2-3* ; D_1-D_2, positions extrêmes de l'articulation du lobe gnathal mandibulaire au cours de la mastication.

Le rôle du muscle *149* (ou *8* de Manton) est prépondérant pour l'adduction du lobe gnathal mandibulaire. En l'absence de tout muscle abducteur, l'abduction maximale de ce lobe comporte deux phases.

Au cours de la première, il passe de la position 1 à la position 2 (fig. 14) : son tenon *tn*, situé en tn_1, vient se bloquer en $tn_{2\text{-}3}$ contre le sclérite incurvé (fig. 1 : *scl.inc*). Un tel déplacement semble suffisant lorsqu'il ne s'agit que de grignoter.

Pour une mastication plus ample, le tenon reste fixe, bloqué dans la fossette qui est à la base du sclérite incurvé, en $tn_{2\text{-}3}$. Il sert de centre à un mouvement circulaire abducteur complémentaire, provoqué par la contraction des muscles adducteurs de la basi-mandibule (*143*, *145*, *140*). Le lobe gnathal tourne alors autour de son tenon ; son condyle unique se rapproche médialement, de D_1 en D_2, alors que sa face triturante subit une abduction supplémentaire qui la fait passer en position 3 (fig. 14).

Le retour en position 2 est la conséquence du relâchement des adducteurs basi-mandibulaires cités ci-dessus et de la contraction de l'abducteur basi-mandibulaire *147*. Mais, il est dû aussi et surtout à la contraction du muscle *149* (fig. 12).

D. — Muscles maxillaires
(Fig. 15, 16)

Rappelons que la maxille de *Scutigerella immaculata*, comme celle de tous les Symphyles, participe à la constitution de la paroi ventrale de la tête par sa pièce basale très allongée où une légère constriction à son extrémité postérieure semble séparer un stipes d'un cardo rudimentaire. Mais il n'y a pas de séparation effective. Cette pièce supporte à son extrémité antérieure deux endites : une lacinia (ou lobe médial) mobile, solidaire d'une galea (ou lobe externe) grâce en partie à un épaississement cuticulaire en forme de baguette arquée (fig. 15A : *ép.cut*) situé à sa base. Une petite épine située à la base de la galea, du côté externe, paraît représenter le palpe maxillaire, c'est-à-dire le télopodite (Verhoeff, 1933 ; Tiegs, 1940).

Tous les muscles maxillaires extrinsèques, sauf deux qui proviennent des bords latéraux du crâne, sont d'origine sternale : ils sont issus des apophyses tentoriales.

a — *Muscles extrinsèques de la maxille* (fig. 15B, 16)

— Muscles des lobes

Deux longs muscles, à peu près parallèles, originaires de la face postéro-inférieure de chaque apophyse tentoriale, ont un effet rétracteur sur les lobes et sur l'ensemble de la maxille. Ce sont : le muscle rétracteur sternal antérieur de la lacinia *rsal* : *133* et le muscle rétracteur sternal postérieur de la lacinia *rspl* : *133'*.

Ces muscles sont en même temps des dépresseurs tentoriaux.

Un 3e dépresseur tentorial vient du front du pont conjonctif antérieur où il est uni à son symétrique par une aponévrose. Il peut jouer en même temps un rôle adducteur. C'est le muscle dépresseur et adducteur tentorial de la lacinia *datl* : *137*.

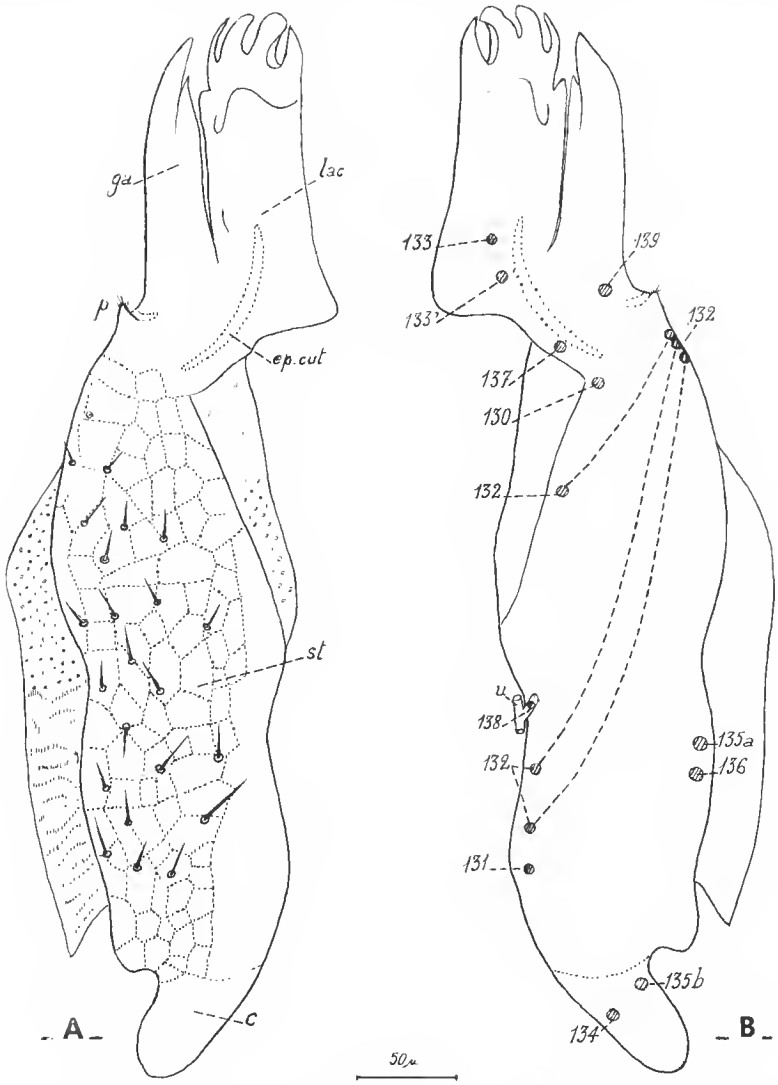

Fig. 15. — La maxille de *Scutigerella immaculata* N.
A, vue externe (ventrale) ; B, emplacements des insertions musculaires supposés vus par transparence.

Un flexeur crânien de l'ensemble des deux lobes s'insère latéralement à la base de la galea. C'est le flexeur crânien des lobes *fcl* : *139* [1].

— Muscles du stipes

Le stipes est soumis à l'action de trois muscles sternaux adducteurs, originaires du pont

1. Il vient du bord du crâne où il naît immédiatement en avant du muscle crânien latéral abducteur du stipes *136*, décrit p. 1218.

conjonctif antérieur qui relie les apophyses tentoriales. Rappelons que chacun de ces muscles provient en partie de l'apophyse elle-même, en partie de la couche conjonctive inférieure du pont antérieur, couche qui est constituée principalement d'une succession d'aponévroses de ce genre.

Deux des muscles en question s'insèrent au bord ventral (médial) de la plaque stipitale. Ce sont les muscles adducteurs maxillaires stipitaux ventraux antérieur *amsva* : *130* et postérieur *amsvp* : *131*. Le troisième muscle s'insère sur le bord dorsal (latéral) du stipes. Son origine est un peu postérieure à celle du muscle *130*. C'est le muscle adducteur maxillaire stipital dorsal (latéral) *amsd* : *135a*.

La position de ces trois muscles leur permet d'exercer, outre une action adductrice d'ensemble sur le protopodite, une certaine action antagoniste entre eux, le muscle *135a* pouvant s'opposer à l'action concordante des deux autres et réciproquement. Ils peuvent provoquer ainsi une certaine rotation de la maxille autour de son axe longitudinal.

Un seul muscle d'origine crânienne intéresse le stipes. Il naît au bord latéral inférieur du crâne et descend dans un plan transverse situé un peu avant la fin des apophyses tentoriales. Il s'insère au bord dorsal du stipes et le tire à la fois de côté et vers le haut. C'est donc un dépresseur latéral jouant un certain rôle abducteur. Nous l'appelons muscle crânien latéral du stipes, *cls* : *136*.

Un petit muscle dilatateur de l'uretère maxillaire *dum* : *138* (fig. 15, 16, 18), né au bord latéro-postérieur du crâne, un peu en arrière des points d'insertion des muscles postéro-

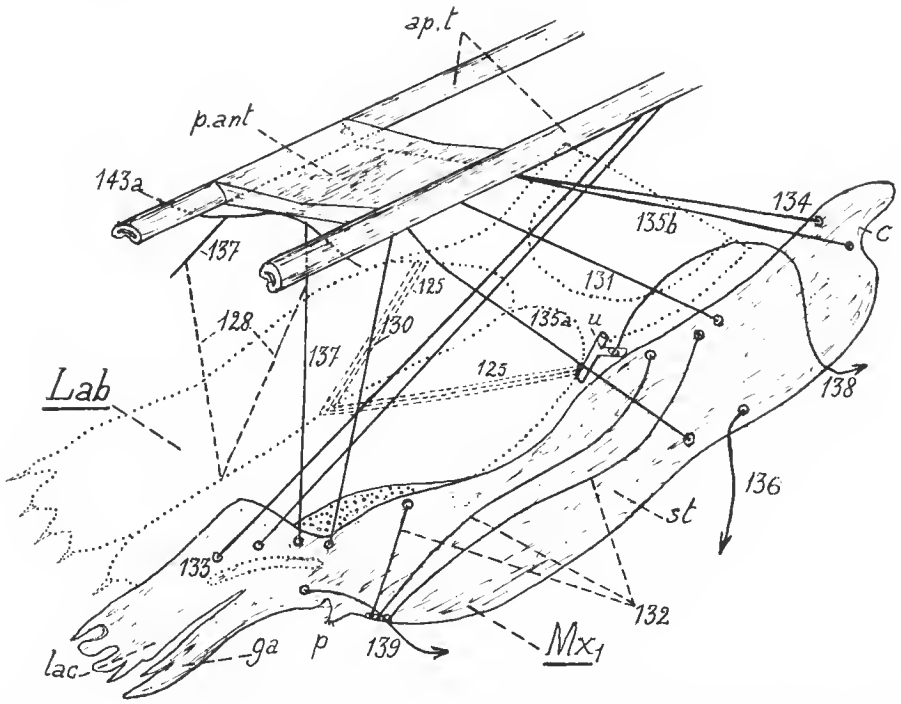

Fig. 16. — Schéma d'ensemble de la musculature maxillaire de *Scutigerella immaculata* N.

apodémaux transverses *141* et *150*, traverse la base du stipes, longe la limite maxillo-labiale et vient s'insérer un peu au-dessus du muscle intrinsèque transverse du labium *125*, sur la paroi de l'uretère de la glande excrétrice maxillaire, juste au-dessus de son confluent avec l'uretère du « rein » labial. Il joue un rôle dilatateur.

— Muscles du cardo

Deux muscles issus des apophyses tentoriales, à l'extrémité postérieure du pont pseudotentorial antérieur, gagnent chacun une des extrémités postérieures de la plaque maxillaire dans la région du cardo dont ils sont protracteurs. Ce sont : le muscle protracteur maxillaire cardinal ventral *pmcv* : *134*, et le muscle protracteur maxillaire cardinal dorsal *pmcd* : *135b*.

Il n'y a pas de muscle rétracteur s'insérant sur le cardo.

b — *Muscle intrinsèque maxillaire*

A cette musculature maxillaire extrinsèque, il faut ajouter un muscle intrinsèque, composé de trois faisceaux de fibres qui sont originaires séparément du bord ventral du stipes et qui convergent en un point de son bord dorsal situé en arrière de l'épine saillante considérée par différents auteurs (cf. p. 1216) comme un palpe maxillaire rudimentaire. Il s'agit du muscle intrinsèque maxillaire stipital *ims* : *132* (fig. 15B, 16).

TABLEAU I. — Correspondance entre les muscles maxillaires signalés par MANTON (1964) et ceux que nous avons relevés chez *Scutigerella immaculata*.

MANTON	RAVOUX	
I — Abducteur allant de la marge latérale du crâne à la base de la lacinia	— Flexeur crânien des lobes	*139*
II — Long rétracteur de la lacinia	— Rétracteur sternal antérieur » » postérieur de la lacinia	*133* *133'*
III — Intrinsèque du stipes, de son bord postéro-externe à la base de la galea	?	?
IV, V, VI — Adducteurs allant de l'apophyse tentoriale au bord externe du stipes	— Adducteur maxillaire stipital dorsal (un seul muscle)	*135a*
VII — Protracteur de la maxille, de l'apodème tentorial au cardo	— Protracteur maxillaire cardinal dorsal	*135b*
VIII, IX — Transverses, issus du pont conjonctif postérieur et gagnant la région du cardo	(Voir la remarque 4, p. 1220)	

Manton	Ravoux	
X — Abducteur de la maxille venant du bord latéral du crâne et s'insérant au bord latéral dorsal du stipes	— Crânien latéral abducteur du stipes	*136*
XI — Intrinsèque du stipes allant du bord postéro-ventral à la base de l'épine représentant le palpe maxillaire	— Intrinsèque maxillaire stipital	*132*
?	— Adducteur maxillaire stipito-ventral antérieur	*130*
?	— Adducteur maxillaire stipito-ventral postérieur	*131*
?	— Protracteur maxillaire cardinal ventral	*134*
?	— Dépresseur et adducteur tentorial de la lacinia	*137*
?	— Dilatateur de l'uretère maxillaire	*138*

L'examen du tableau I ci-dessus, appelle quelques remarques :

1. Cinq muscles de notre liste ne se retrouvent pas dans la liste dressée par Manton, en particulier : le dépresseur et adducteur tentorial de la lacinia *137*, le protracteur maxillaire cardinal ventral *134*, et le dilatateur de l'uretère maxillaire *138*.

2. Les deux autres, les adducteurs maxillaires stipito-ventraux antérieur *130* et postérieur *131*, sont sans doute à chercher parmi les muscles IV, V, VI de Manton, adducteurs du stipes. Selon nous, un seul adducteur du stipes s'insère sur son bord dorsal. C'est notre *135a*. Les deux autres s'insèrent sur son bord médial ou ventral [1].

3. Nous n'avons observé qu'un seul muscle intrinsèque du stipes. C'est notre muscle *132* qui correspond au muscle IX de Manton ; nous n'avons pas retrouvé son muscle III.

4. Les muscles VIII et IX de Manton correspondent manifestement, d'après leur origine et leur direction transverse, à nos muscles postéro-apodémaux transverses inférieur *141*, et moyen *150*. Or, ces muscles ne s'insèrent pas, selon nous, sur le cardo de la maxille qu'ils n'atteignent pas. Ils aboutissent au bord inférieur latéral de la capsule céphalique (cf. p. 1204).

La première maxille (Mx_1) des Symphyles se différencie nettement de celle des autres Myriapodes. Elle est tout à fait indépendante de la seconde maxille (Mx_2) alors qu'elle lui est soudée pour former le gnathochilarium chez les autres Progonéates, Diplopodes et Pauropodes selon la conception généralement admise (cf. p. 1224).

Les Chilopodes ont bien aussi deux paires de maxilles distinctes, mais la structure des premières maxilles est tout à fait différente de celle qu'elles ont chez les Symphyles. Elles comportent un syncoxite à la base, suivi d'un lobe et d'un palpe court, de deux articles.

1. Ils correspondent à l'adducteur antérieur et à l'adducteur postérieur du stipes de mx_1 des Insectes (cf. p. 1221).

Par contre, c'est avec celle des Hexapodes (Aptérygotes ou Ptérygotes de type broyeur) que la Mx_1 des Symphyles a le plus d'affinités. Elle comprend, en effet, les mêmes parties : cardo, stipes, lobes. Ces parties sont d'ailleurs moins bien séparées : il n'y a pas de limite nette entre cardo et stipes, mais une simple constriction. Les lobes sont solidaires dans leurs mouvements : ils sont flexibles sur le stipes, sans être vraiment articulés avec lui.

La musculature est, en conséquence, un peu plus simple chez Mx_1 de *Scutigerella* que celle que l'on trouve sur une première maxille d'Aptérygote ou de Ptérygote non spécialisé. Il n'y a pas de muscles intrinsèques, entre cardo et stipes, dans l'un et l'autre groupe. Mais il y a, entre stipes et lobes de la maxille des Insectes, un fléchisseur stipital de la lacinia et un fléchisseur stipital de la galea qui n'existent pas dans la 1re maxille de *Scutigerella*. Celle-ci n'a pas non plus de muscles trochantériens puisqu'il n'y a pas de palpe, à moins d'admettre que le muscle intrinsèque du stipes (*132*) les représente : il s'insère latéralement, un peu en dessous de l'épine latérale du stipes qui, pour certains auteurs (Verhoeff, Tiegs), serait un rudiment de palpe.

Les muscles extrinsèques comprennent, dans les deux groupes, un muscle d'origine crânienne pour les lobes, un autre pour le stipes. Chez *Scutigerella*, ce sont des abducteurs. On peut signaler aussi que le cardo des Insectes (non spécialisés) possède en outre un rétracteur d'origine crânienne.

Tous les autres muscles maxillaires extrinsèques sont d'origine tentoriale.

Le cardo comporte généralement un protracteur chez les Insectes, deux chez les Symphyles.

Le stipes des Insectes est mû par deux adducteurs au bord ventral (médial), l'un antérieur, l'autre postérieur, qui se retrouvent chez *Scutigerella* (*130* et *131*) où il y a en outre un troisième adducteur qui s'insère au bord dorsal (latéral) (*135a*). Par contre, il n'y a pas de dépresseurs stipitaux (cf. fig. 16).

C'est sur la musculature de la base des lobes que portent les plus grandes différences. Chacun, comme on l'a dit, est mû à sa base, chez les Insectes, par un muscle fléchisseur intrinsèque situé dans le stipes. Ces fléchisseurs n'existent pas chez les Symphyles. Mais la lacinia insectienne est aussi sollicitée par un fléchisseur crânien et un dépresseur tentorial.

Chez *Scutigerella* l'ensemble lacinia-galea est solidaire. Un muscle fléchisseur crânien des lobes (*139*) s'insère à la base de la galea, tandis qu'un muscle d'origine tentoriale (*137*), en même temps fléchisseur et adducteur, s'insère à la base de la lacinia.

Enfin, deux longs muscles (*133*) et (*133'*), venant de l'arrière de chaque bras tentorial, ont aussi le rôle de fléchisseur des lobes, mais ils sont surtout rétracteurs de l'ensemble de la maxille.

E. — Muscles labiaux
(Fig. 17, 18)

Rappelons que le labium des Symphyles est formé, comme celui des Insectes, par l'union des secondes maxilles Mx_2 sur la ligne médiane. La suture entre les deux pièces constitutives est bien visible encore (fig. 17) chez l'adulte, au milieu du prélabium, sous forme d'un sillon longitudinal à fond membraneux, entre les deux plaques sclérifiées du

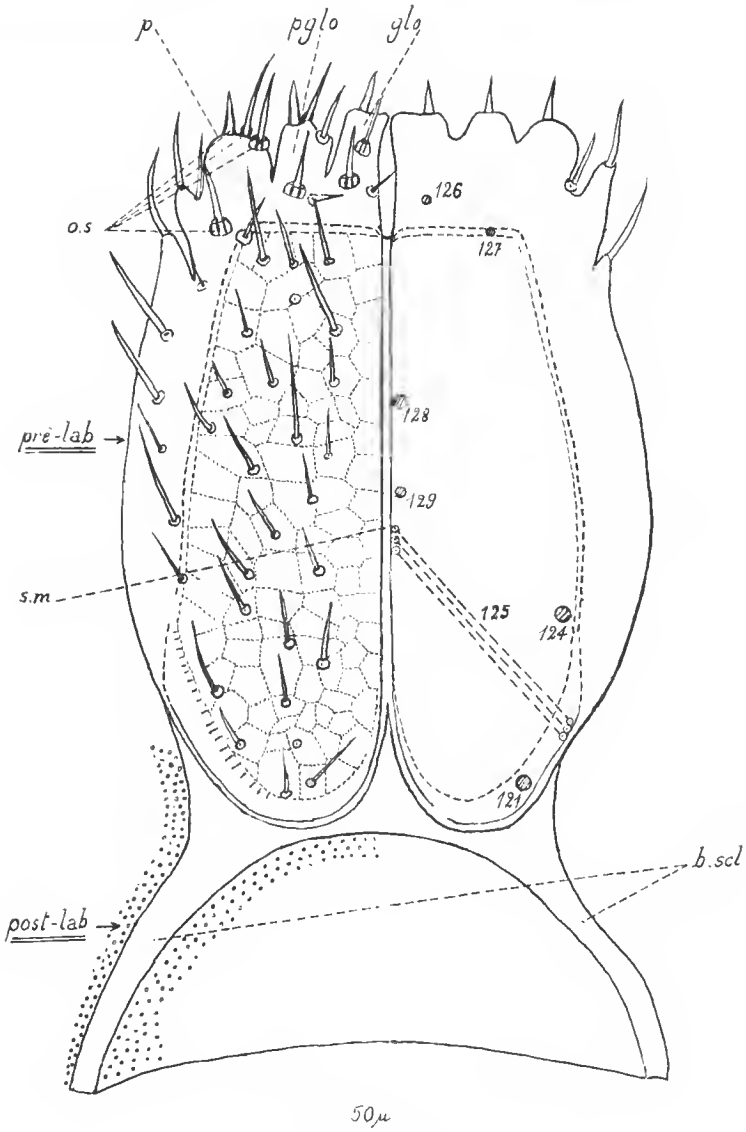

Fig. 17. — Le labium de *Scutigerella immaculata* N. A gauche : vue externe (ventrale) ; à droite : emplacements des insertions musculaires supposés vus par transparence.

prémentum. En avant, celui-ci porte trois paires de lobes. Le lobe le plus externe, de chaque côté, est généralement considéré comme palpe malgré l'absence d'articulation et de musculature. Il fait corps avec la plage latérale du prémentum qui dépasse librement sur le côté le bord de la maxille en le recouvrant. Glosses et paraglosses sont représentées, de chaque côté, par les deux autres lobes porteurs, comme le palpe, d'organes sensoriels. Ainsi le palpe

ne se différencie pas extérieurement des lobes ; mais ces derniers ont chacun leur base en rapport avec un muscle (cf. p. 1224). Ce dispositif antérieur assure la fermeture de la cavité préorale.

Le prélabium est suivi d'un post-labium, membraneux au centre, mais limité de chaque côté par une bande sclérifiée. Il n'est pas divisé en mentum et submentum, à moins que, comme Hansen (1903), on ne veuille voir un submentum dans les deux bandes sclérifiées qui le bordent, ce qui n'est guère satisfaisant.

La musculature du labium est restée en dehors des recherches de Manton (1964). Nous ne possédons sur elle que quelques données dues à Hansen (1903) et à Tiegs (1940). Notons tout d'abord que ces auteurs signalent une musculature crânienne, originaire du bord du trou occipital, que nous n'avons pas retrouvée chez notre *Scutigerella*.

a — *Muscles extrinsèques labiaux*

Tous ces muscles sauf un sont originaires des apophyses tentoriales et s'insèrent sur le prélabium. Le post-labium est absolument dépourvu de musculature.

On distingue d'abord trois paires de muscles lévateurs labiaux.

La plus antérieure (muscles *128*) est située dans un plan transverse, au front du pont conjonctif antérieur. Les deux muscles, ayant la même origine que les deux muscles maxillaires *137*, convergent en un point de la suture médiane du prélabium.

La seconde paire (muscles *129*) affecte une disposition à peu près semblable ; mais elle naît sur les apophyses tentoriales au niveau de la fin du pont conjonctif antérieur et le plan des deux muscles est un peu incliné vers l'avant.

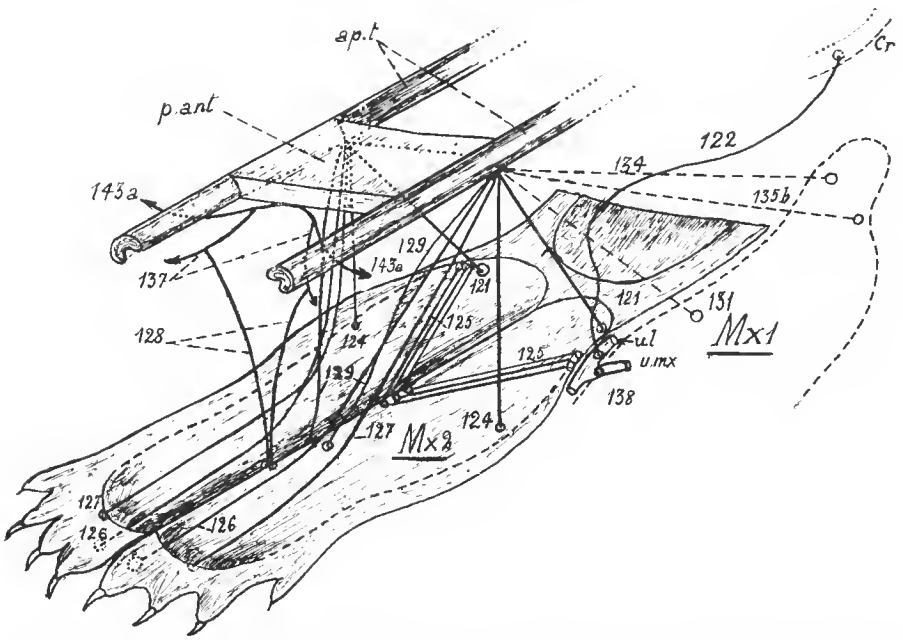

Fig. 18. — Schéma d'ensemble de la musculature labiale de *Scutigerella immaculata* N.

La troisième paire (muscles *124*) est originaire des mêmes points, mais les muscles qui la constituent ont une direction sensiblement normale au plan du prélabium, ce qui fait que leur insertion distale est beaucoup plus latérale. Ce sont aussi les plus puissants de tous ces muscles lévateurs.

Nous les notons ainsi :

1re paire : muscles lévateurs labiaux médiaux antérieurs *llma 128*,
2e paire : » » » » postérieurs *llmp 129*,
3e paire : » » » latéraux *lllat 124*.

De chaque côté, l'action de ces muscles est complétée, pour fermer la cavité préorale, par celle de deux muscles ayant même origine que le muscle lévateur labial médial postérieur *llmp* : *129*, mais qui se dirigent beaucoup plus obliquement vers l'avant. Ils atteignent en effet la base des lobes. Le plus médial s'insère à la base du lobe médial (glosse) sur sa paroi inférieure ou ventrale. C'est le fléchisseur des lobes labiaux *fll* : *126*. L'autre s'insère un peu plus en arrière et plus latéralement dans l'axe de la paraglosse, mais sur la paroi dorsale de la région antérieure du prélabium. C'est le muscle rétracteur labial *rl* : *127*.

A l'extrémité postérieure de chaque sclérite prélabial (coxal) s'insère un muscle issu de l'apophyse tentoriale, immédiatement derrière le muscle lévateur labial latéral (*124*). C'est le muscle protracteur labial *pl* : *121*.

A ces muscles d'origine sternale, il faut ajouter une paire de muscles, issus du bord postéro-inférieur du crâne, qui reviennent vers l'avant pour s'insérer, chacun de leur côté, sur l'uretère du « rein » labial qu'ils dilatent en se contractant. Chacun d'eux est un muscle dilatateur de l'uretère labial *dul* : *122*.

b — *Muscle intrinsèque labial*

Il convient d'ajouter à cette liste un muscle intrinsèque qui, de chaque côté, soustend obliquement la plaque sclérifiée correspondante en unissant son bord médial à son bord latéral. Ce muscle comporte trois faisceaux de fibres qui naissent un peu en arrière du point d'insertion du muscle *llmp* (*129*) et s'insèrent, postérieurement, près de l'uretère terminal maxillo-labial qu'ils contribuent à dilater lorsqu'ils se contractent. En même temps, ils provoquent une légère courbure de la plaque prélabiale qu'ils soustendent, en rapprochant son bord médial de son bord latéral.

Ces trois faisceaux parallèles forment le muscle intrinsèque transverse du labium *itl* : *125*.

Les Myriapodes autres que les Symphyles n'ont pas de labium, au sens que l'on donne à ce mot chez les Insectes.

Chez les Chilopodes, les secondes maxilles (Mx_2) sont soudées à la base en un syncoxite, comme les premières (Mx_1). Mais il n'y a pas de lobe et le palpe est à trois articles (au lieu de deux). Bien qu'unis à leur base, ces appendices ne forment pas une lèvre inférieure comparable à celle des Insectes, assurant la fermeture de la cavité préorale. Les Chilopodes sont trignathes, mais non labiates.

Chez les Diplopodes (et les Pauropodes) les deux paires de mâchoires sont soudées en un gnathochilarium. C'est du moins l'opinion la plus courante. Certains embryologistes l'ont contestée et soutiennent qu'il n'y a qu'une seule paire d'appendices dans cet organe.

Pour les uns, seules les premières maxilles y sont présentes [Silvestri (1949) chez les Diplopodes, Tiegs (1947) chez les Pauropodes]. Pour Robinson (1907) il y a bien chez l'embryon deux segments rudimentaires, mais c'est le segment des premières maxilles (Mx_1) qui disparaît chez l'adulte. Parmi les anatomistes actuels, Fechter (1961) n'a trouvé qu'une seule innervation pour l'organe par le nerf de la première maxille. En somme, la question ne semble pas encore tranchée.

Quoi qu'il en soit, le gnathochilarium joue le rôle de lèvre inférieure ; mais il est beaucoup plus compliqué qu'un labium d'Insecte et ne saurait soutenir la comparaison.

Mais, chez les Symphyles, c'est bien d'un labium qu'il s'agit, homologue de celui d'un Aptérygote ou de Ptérygote non spécialisé. On le rapproche de celui des Diploures Anajapygidés. L'absence de palpes articulés en simplifie beaucoup la musculature. De plus, il n'y a aucune liaison musculaire (subcoxo-coxale) entre post-labium et prélabium. Celui-ci n'est intéressé que par un seul muscle d'origine crânienne, au service de l'uretère de la glande labiale. Mais, tous les autres muscles — qui desservent la plaque labiale — sont d'origine tentoriale (sternale) ; ce sont surtout des élévateurs et des rétracteurs de l'organe. Ils assurent la fermeture de la cavité préorale. Un seul muscle est protracteur.

L'origine tentoriale, fulcrale ou pseudo-tentoriale (endosternale) de tous les muscles appendiculaires labiaux est un fait général chez les Aptérygotes entotrophes et chez les Machilidés parmi les Ectotrophes, les Lépismidés ayant en outre quelques muscles d'origine tergale.

F. — Muscles assurant la liaison de la tête au tronc

C'est du quart postérieur des apophyses tentoriales que sont originaires les premiers longitudinaux ventraux du tronc que nous notons $LV_{O\text{-}II}$ (fig. 3, 4).

Au-delà, ces muscles sternaux s'étendent, à raison d'une paire par segment, entre les apodèmes sternaux successifs. Ils ne sont pas croisés.

Ceux de la première paire sont un peu particuliers : originaires des apophyses tentoriales, ils sont trisegmentaires, traversant le premier segment pour aller s'insérer sur les apodèmes sternaux du 2e segment du tronc. Chacun de ces muscles est formé comme ceux des segments suivants de six à sept fibres (trois grosses et trois ou quatre petites). Ils passent en dehors des apodèmes tronçaux de la première paire qui ont d'ailleurs une conformation particulière. Une des fibres les frôle tangentiellement souvent sans y adhérer (cf. Ravoux, 1962 : 175, fig. 18) [1].

Au milieu de la face supérieure du pont conjonctif terminal des apophyses tentoriales, naissent deux paires de muscles qui se dirigent vers l'arrière, dans le premier segment du tronc (fig. 4 et 8). Ceux de la paire médiane vont s'insérer, chacun de leur côté, sur l'apodème sternal du premier segment. Ce sont les tentorio-apodémaux 1 : $Tt\text{-}Ap_1$ ou *56*. Ils sont innervés par le nerf intercalaire *Ni'-I* (Ravoux, *loc. cit.*, p. 259, fig. 32).

1. Ces muscles reçoivent deux innervations. La première leur vient du nerf collaire *Nic* qui leur apporte des fibres nerveuses labiales et prothoraciques. La seconde leur est fournie par un nerf issu de l'anastomose qui unit les deux nerfs intercalaires *Ni-I* et *Nia-II*. Elle peut donc leur apporter encore des fibres du 1er neuromère troncal, mais surtout des fibres du second.

Ceux de la paire externe aboutissent, chacun de leur côté, au bord latéral antérieur du 2e tergum. Ce sont les tentorio-tergaux$_2$: *Tt-T*$_2$ ou *55*. Ils reçoivent des fibres nerveuses du nerf collaire *Nic*.

Tous ces muscles sont bisegmentaires, appartenant à la fois au segment labial et au premier segment du tronc.

Rappelons qu'il existe, en outre, entre la tête et le tronc :

— une liaison musculaire dorsale par la première série de muscles longitudinaux dorsaux qui prennent naissance sur l'apodème médian du vertex (cf. p. 1195 et 1205) et que nous avons notés *(AB)LDi* ;

— une liaison pleurale par le muscle céphalo-apodémal II : *Ceph-ApII* ou *15a* ;

— une liaison dorso-ventrale par le muscle occipito-ventral I (*Occ-Vent I* ou *58a*) et par le muscle occipito-coxal I (*Occ-Cx I* ou *58b*) (cf. Ravoux, *loc. cit.*, p. 204-206).

IV. COMPARAISONS

A. — Unité de structure de l'ensemble apophysaire ventral dans la classe des Myriapodes

On retrouve, chez tous les Myriapodes [1], les différentes parties *a*, *b*, *c*, des « apophyses hypopharyngiennes » de *Scutigerella immaculata*.

La pièce *b* ou « processus transverse » de Manton (1964) est particulièrement bien développée chez certains Diplopodes et la plupart des Chilopodes où on la désigne sous le nom impropre de « fultura » [2]. Elle s'étend latéralement jusqu'à la paroi du crâne où elle s'attache par une articulation au fond d'une fossette chez les Diplopodes ou par quelques tonofibrilles chez les Chilopodes. Il en est de même chez les Pauropodes où on la désigne sous l'appellation de « sclérite suspenseur ».

Chez les Symphyles, elle n'atteint pas la paroi crânienne, ce qui avait incité Snodgrass à nier son existence. Mais sa position à la limite de l'épipharynx et de la mandibule et ses rapports avec l'hypopharynx en font une formation exosquelettique homologue d'un « fultura » de Diplopode ou de Chilopode.

Elle est, en effet, reliée à l'hypopharynx, qu'elle soutient, par la tigelle *a* ou « processus hypopharyngien » de Manton (1964), qui est également une formation exosquelettique représentant une fraction de bras oral.

On retrouve l'homologue de cette tigelle chez les Chilopodes et les Diplopodes, généralement sous forme d'un sclérite latéral de l'hypopharynx uni au bras latéral transverse (ou « fultura » des auteurs).

Chez les Pauropodes, chaque « sclérite suspenseur », homologue de l'apophyse transverse *b* des Symphyles, supporte un sclérite hypopharyngien avec lequel il forme une moitié droite ou gauche du suspensorium.

1. Cf. Snodgrass (1951) : fig. 25, 26, 27, (Chilopodes), fig. 28 (Diplopodes) ; et Tiegs (1947) : fig. 2, p. 183 ; fig. 12, p. 216 ; fig. 22, p. 255 (Pauropodes).

2. Ce nom indique son rôle de soutien (de l'hypopharynx), mais elle n'est pas maxillo-labiale.

Un bras épipharyngien des « fulturae » existe de chaque côté chez les Chilopodes et chez les Diplopodes (bras clypéal). Il se dirige vers l'avant et sert de support pour la mandibule. On peut aussi en observer un rudiment chez *Scutigerella* sous forme d'un faible sclérite incurvé situé sur l'épipharynx, en avant de l'apophyse transverse dont il demeure indépendant (cf. p 1195).

Chez tous les Myriapodes, du point d'union des bras *a* et *b* suspenseurs de l'hypopharynx, part un bras caudal correspondant au bras *c* de *Scutigerella*. Ce « processus postérieur » (Manton, *loc. cit.*) est très long et bifurqué chez les Pauropodes où il atteint la région collaire. Encore long chez *Scutigerella* où il atteint les trois quarts de la longueur de la cavité céphalique, il est au contraire bien moins développé chez les Chilopodes et encore moins marqué chez les Diplopodes. Il joue partout un rôle tentorial [1]. Nous lui avons trouvé chez *Scutigerella* une structure endosquelettique. Il est probable qu'il en va de même ailleurs.

Chez notre Symphyle, les « processus postérieurs » sont réunis par deux ponts de nature épithélio-conjonctive. Seuls parmi les autres Myriapodes, les Chilopodes présentent de telles unions. Chez eux, la liaison est variable selon les familles ; elle est nulle chez les Géophilidés. On peut ajouter que l'ensemble apophysaire ventral des Symphyles, suspendu en souplesse par des muscles, est mobile comme celui des Diplopodes et que son mouvement vers l'avant conditionne, en partie tout au moins, l'abduction du lobe gnathal de la mandibule.

B. — Comparaison de l'appareil apophysaire ventral de *Scutigerella* aux fulcres, suspensorium et bras tentoriaux antérieurs des Aptérygotes

Les apophyses hypopharyngiennes des Symphyles offrent certaines ressemblances avec les fulcres des Aptérygotes entotrophes, ressemblances d'ailleurs trompeuses.

Chez les Diploures et les Collemboles, deux longs bras chitineux, issus de l'hypopharynx, supportent directement (Diploures) ou indirectement (Collemboles) un pseudo-tentorium de substance conjonctive [2]. Les deux bras chitineux en question appartiennent, malgré les apparences, au squelette externe. Ce sont des sclérites sternaux qui se placent à la limite des segments maxillaire et labial. Ils sont logés en arrière dans la paroi médiale des poches gnathales maxillaires qu'ils soutiennent. Ce sont des bandelettes de renforcement de la paroi ventrale de la tête qui jouent en même temps le rôle de suspenseur de la lingua. Ce sont donc des « fulturae » au sens de Börner (1914) (Zungenstäbchen) ou des fulcres (Denis, 1928). Ils ne donnent origine, parmi les muscles gnathaux, qu'à des muscles maxillaires et labiaux. Ils portent la glène d'articulation du cardo maxillaire.

Ces formations sont de nature chitineuse et leur origine ectodermique a été établie embryologiquement par Folsom (1900) chez le Collembole *Anurida*.

Chez les Protoures, les deux fulcres chitineux sont soudés dans le plan médian, entrant dans la constitution du « corps central ». Ce sont aussi les suspenseurs de l'hypopharynx en avant et ils forment, en arrière, une lame de renforcement dans la paroi de la poche gnathale maxillaire (François, 1969).

Chez les Aptérygotes ectotrophes (Thysanoures), les fulcres ou « fulturae » ont perdu

1. Il est l'homologue de la partie endosquelettique d'un bras de Folsom de Collembole broyeur.
2. Ce sont les « endosternites de François (1970) (Diploures) ou de Hutasse (1972) (Collemboles).

cette dernière fonction puisqu'il n'existe pas de poches gnathales et il ne leur reste que le rôle de suspenseur de l'hypopharynx. Chez les Lépismatidés, le suspensorium hypopharyngien comprend une série de bandelettes transversales sclérifiées (Chaudonneret, 1950) dont la plus inférieure, maxillo-labiale, répond à la définition actuelle de fulcre. Chez les Machilidés, les fulcres unissent la lingua au tentorium postérieur et ne portent aucune musculature (Bitsch, 1963). Chez *Petrobius*, Manton (1964) les identifie à tort au tentorium postérieur (cf. Hutasse, 1972 : 54).

Or, bras tentorial et fulcre diffèrent fondamentalement par leur origine : le premier résulte d'une invagination de la paroi céphalique, le second provient d'un simple épaississement local d'une limite intersegmentaire dont on s'accorde maintenant à admettre la nature maxillo-labiale.

De cette étude comparée, il ressort que les « apophyses hypopharyngiennes » de *Scutigerella immaculata* dont la plus grande partie est endosquelettique (*c*) ne sont pas des fulcres. Le doute ne peut d'ailleurs être permis qu'en ce qui concerne les parties antérieures exosquelettiques *a* et *b* qui forment le suspensorium de l'hypopharynx. Nous avons vu qu'il s'agit plutôt d'une portion de bras oral *a* soudée, à angle droit, à un épaississement épipharyngien à la limite du segment mandibulaire, au fond de la cavité préorale. De telles formations appartiennent aux segments intercalaire et mandibulaire [1] et non aux segments maxillaire et labial comme c'est le cas pour les fulcres.

Chez les Collemboles broyeurs, le bras de Folsom est une curieuse formation qui peut être homologuée à une « apophyse hypopharyngienne » de Symphyle. Il est formé d'une partie postérieure invaginée qui est une formation endosquelettique, sorte de tentorium à l'état naissant, selon Chaudonneret (1973), et qui est homologue à la partie *c* ou bras tentorial de l' « apophyse hypopharyngienne » des Symphyles.

La portion antérieure exosquelettique du bras de Folsom correspond d'une part, par sa branche médiale, à une portion de bras oral suspenseur de la lingua et de la superlingua, d'autre part, par sa branche latérale, à un bras mandibulo-épipharyngien qui participe aussi, du fait de sa liaison avec le bras oral, au suspensorium hypopharyngien (Chaudonneret, *loc. cit.*).

On retrouve donc là les homologues respectifs des bras *a* et *b* des apophyses hypopharyngiennes de *Scutigerella immaculata*. Il existe ainsi une homologie à peu près complète entre ces dernières formations et les bras de Folsom des Collemboles broyeurs.

Chez les Aptérygotes ectotrophes (Thysanoures), le suspensorium présente toujours un bras oral complet, partiellement homologue à l'élément *a* des apophyses hypopharyngiennes des Symphyles. L'élément *b* de celles-ci n'est pas représenté, tandis que leur élément *c*, endosquelettique, trouve son homologue à la fois dans le tentorium antérieur, postérieur et collaire des Lépismidés et des Machilidés : cet élément a, en effet, même origine endosquelettique, même structure de parois et il supporte des muscles appartenant aux segments antennaire, intercalaire, mandibulaire, maxillaire et labial.

1. Tiegs (1940) a observé leur formation embryologique aux dépens du segment mandibulaire. Il est probable que le segment intercalaire doit y participer aussi.

C. — Liaisons transverses entre les apophyses tentoriales

Nous avons trouvé, chez *Scutigerella*, un endosquelette ventral formé, comme celui des Chilopodes (Geophilidés exceptés), de parties chitineuses très dures et de parties dites « tendineuses » dont l'étude ultrastructurale, faite chez les Chilopodes par Fuller (1964), a montré la nature conjonctive. Ces faux tendons ne résistent pas à l'action des alcalis (soude ou potasse) ou à l'acide lactique et ils disparaissent sur la plupart des préparations éclaircies. Aussi sont-ils passés souvent inaperçus.

Les deux apophyses tentoriales de *Scutigerella* sont en effet unies l'une à l'autre par deux ponts de nature épithélio-conjonctive (cf. p. 1200 à 1202). Quant à leur structure, ces formations sont analogues à celles qui ont été signalées par Moulins chez la Blatte *Blabera craniifer* Burm. sous le nom de formations hypopharyngiennes transverses *FHT* (1968) et chez *Forficula auricularia* L. (1969) comme formations interfulcrales, ainsi que chez d'autres Ptérygotes inférieurs (Éphémères, Plécoptères, Embioptères, Isoptères). Or ces formations sont tendues entre éléments exosquelettiques. Elles ne sont donc pas homologues des « ponts » de *Scutigerella*, mais leur structure est la même.

Nous avons vu que ces derniers représentent, outre des liaisons entre bras tentoriaux, des liaisons entre muscles zygomatiques. De telles aponévroses sont connues entre muscles mandibulaires, voire maxillaires chez les Diplopodes, les Diploures, les Machilidés. Ce sont des formations conjonctives aussi qui constituent le pseudo-tentorium des Collemboles (au sens de Chaudonneret, 1973) dont les parties constituantes sont qualifiées d'endosternites par Hutasse (1972) et pour des formations homologues des Diploures et des Protoures par François (1971). Les tentoriums collaires des Lépismidés (Chaudonneret, 1950), des Machilidés (Bitsch, 1963), les ligaments tentorio-collaires des Psoques (Badonnel, 1934) sont aussi formés de conjonctifs. Des formations de même nature se retrouvent chez les Crustacés inférieurs, chez les Crustacés supérieurs (où elles sont fortement calcifiées), de même que chez les Arachnides où elles forment l' « endosternum ».

Ces formations pseudo-tentoriales sont généralement en liaison directe avec des muscles qu'elles supportent (muscles appendiculaires) ou qui les soutiennent. Elles peuvent aussi se prolonger par des bras conjonctifs qui les relient soit à l'épiderme crânien, soit à celui des formations cuticulaires de soutien, exosquelettiques (fulcres) ou endosquelettiques (apophyses tentoriales et plaques du même nom). Une liaison épidermo-conjonctive s'établit alors au point de contact. Elle est du même type que celui des formations interfulcrales ou des formations hypopharyngiennes transverses (*FHT*) signalées ci-dessus. Les cellules épidermiques y sont hypertrophiées, traversées de tonofibrilles (ou faisceaux de microtubules) qui rattachent le conjonctif à la cuticule cellulaire, épaissie ou non.

L'origine de toutes ces formations conjonctives paraît être mésodermique, bien que l'embryologie n'en ait pas apporté jusqu'ici la confirmation directe. Beaucoup d'entre elles ont été ou sont encore considérées — parfois à tort, parfois à raison — comme muscles régressés.

Cependant Manton (1964), à la suite de Fahlander (1938), considère que les « tendons » dépourvus de chitine (ou faux tendons), tels que ceux qui forment les aponévroses ou ceux qui peuvent se rencontrer dans un endosquelette, sont d'origine ectodermique. Ils seraient

issus de la cuticule interne ou basale située proximalement à l'épiderme. Mais on s'explique mal alors pourquoi les cellules épidermiques sécréteraient deux cuticules différentes : une cuticule externe (distale) chitineuse d'un côté et une cuticule interne (proximale) non chitineuse de l'autre. Une telle interprétation n'a d'ailleurs reçu aucune confirmation à la suite des études ultrastructurales modernes.

D. — Comparaison entre l'endosquelette ventral des Symphyles et le tentorium antérieur des Machilidés

L'endosquelette ventral des Symphyles comprend deux longs bras (*c*) (fig. 4, 12) que nous qualifions de tentoriaux. Ils sont unis par deux ponts de nature épithélio-conjonctive. Cette forme de tentorium peut paraître assez insolite. Un tentorium antérieur d'Insecte Aptérygote ectotrophe, de même qu'un tentorium de Ptérygote, se présente en général, sous forme d'une plaque impaire. Cependant, un dispositif intermédiaire existe chez les Machilidés.

Leur tentorium antérieur est, en effet, formé de deux plaques chitineuses symétriques, allongées, non soudées, unies simplement sur une certaine longueur par leurs hypodermes respectifs qui viennent en contact et dans les cellules desquels se développent des tonofibrilles (Bitsch, 1963).

Chacune de ces plaques est le prolongement élargi d'un bras antérieur ou prétentorium, invaginé entre le bord latéral du clypéo-frons et la membrane qui précède la mandibule, sous la saillie antennifère. Chaque plaque est creuse. Ses parois ont la structure du tégument externe, mais l'ordre des couches est inversé, l'hypoderme étant en dehors et la cuticule en dedans, ce qui montre qu'il s'agit du produit d'une invagination. En somme, la correspondance est à peu près parfaite entre ces bras et ces plaques d'une part et la partie tentoriale des « apophyses hypopharyngiennes » des Symphyles d'autre part.

Il y a une différence cependant dans le rapprochement des parties gauche et droite qui viennent presque bord à bord chez *Machilis* et restent écartées et parallèles chez *Scutigerella immaculata*. Cependant, chez cette dernière espèce, il y a, par les deux ponts épithélio-conjonctifs, une liaison entre les deux apophyses tentoriales qui, comme chez *Machilis*, met en jeu des cellules hypodermiques striées de tonofibrilles. Seulement, chez *Scutigerella*, les cellules de droite n'entrent pas directement en contact avec leurs correspondantes de gauche. Elles le font par l'intermédiaire de fibres conjonctives étant donné leur éloignement.

Chez les Machilidés, la suspension du tentorium antérieur se fait par un bras dorsal représenté par un long tendon naissant à mi-longueur de la plaque tentoriale, entre les insertions des muscles antennaires deutocéphaliques et tritocéphaliques : il matérialise donc une partie de la limite entre les deux métamères correspondants. Il s'élève à la rencontre du tégument qu'il atteint dans la région du front, sous l'ocelle pair, immédiatement au-dessus de la base antennaire. Il se termine contre l'hypoderme, mais des tonofibrilles le relient à la cuticule.

Chez *Scutigerella immaculata*, ce bras dorsal semble être fonctionnellement remplacé par trois muscles suspenseurs issus du clypéo-frons, sa_1, sa_2, sa_3 (fig. 3) qui s'insèrent sur l'apophyse transverse, élément exosquelettique, par un long et unique tendon. Mais, si

ces deux dispositifs peuvent être considérés comme homodynames, ils n'ont pas la même signification morphologique (cf. p. 1203). Ils ne sont pas homologues.

Postérieurement, le tentorium antérieur de *Machilis* est supporté finalement par un muscle court faisant suite à une longue tigelle chitineuse (*spTA* de Bitsch, 1963). Ce muscle s'insère en avant de la zone d'appui de tergo-mandibulaires et il est innervé par un nerf tritocérébral. Chez *Scutigerella*, c'est aussi un muscle (*116*) qui soutient chaque apophyse tentoriale par l'intermédiaire d'une des deux colonnettes en forme de candélabre (dont nous n'avons pas pu déterminer exactement la nature histologique) et dont la base, qui supporte les muscles *141* et *150* (fig. 4, 8), est à la limite labio-prothoracique. D'autre part, le muscle *116* s'insère, en haut, postérieurement aux muscles tergo-mandibulaires. Sa position est donc telle qu'on ne peut l'homologuer au *spTA* de *Machilis*. D'ailleurs, le tentorium antérieur de *Machilis* ne dépasse pas le segment Mx_1.

Les bras tentoriaux de *Scutigerella* supportent non seulement des muscles tritocéphaliques, mandibulaires, maxillaires, mais aussi des muscles labiaux et même des muscles prothoraciques : *55*, *56*, $LV_{O\text{-}II}$ (fig. 3, 4, 8). On peut donc admettre que ces bras sont homologues de l'ensemble tentorial antérieur, postérieur et collaire des Machilidés. Le muscle suspenseur tentorial postérieur *116* doit trouver son homologue dans un muscle suspenseur du tentorium postérieur. Or, il existe chez *Machilis* un muscle composite dénommé « compresseur du labyrinthe labial » dont une branche, dite post-occipitale (*spoL* de Bitsch, *loc. cit.*) s'insère sur le crâne comme notre muscle *116*. Les muscles *141* et *150* de *Scutigerella* (postéro-apodémaux transverses inférieur et moyen), qui dépendent d'un nerf intercalaire labio-prothoracique, trouvent leur homologue dans le muscle latéral-dorsal de *Machilis* (*mld* de Bitsch, *loc. cit.*) unissant la barre transverse du tentorium postérieur à l'extrémité interne de l'apodème post-génal. Ce muscle est innervé, en effet, par une branche du nerf intercalaire ni_1.

Quant aux muscles postéro-apodémaux transverses supérieurs *146* et *146'* de *Scutigerella*, seule une étude détaillée de l'innervation permettra de les homologuer d'une façon certaine. Peut-être correspondent-ils aux constituants *saL* et *slL* du muscle « compresseur du labyrinthe labial » dont il est question ci-dessus.

Des formations conjonctives en liaison avec le tentorium se retrouvent aussi chez les Machilidés, mais sous une forme différente de celle que l'on observe chez *Scutigerella*. Ce sont des aponévroses entre muscles zygomatiques : l'une, mandibulaire, se situe au-dessus du tentorium antérieur ; l'autre, maxillaire, est en dessous. Chacune des lames tendineuses ainsi formées est en rapport par quelques fibres conjonctives avec le tentorium antérieur et avec le tentorium postérieur.

Nous avons montré que, chez notre Symphyle, les formations conjonctives qui relient les deux bras tentoriaux sont groupées en deux ponts qui ont aussi, au moins par leur couche inférieure, une valeur aponévrotique. Le pont antérieur comporte à la fois des liaisons aponévrotiques mandibulaires, maxillaires et labiales. Le pont postérieur est basé sur une aponévrose entre muscles transverses labio-prothoraciques. Il n'intéresse aucun muscle appendiculaire, contrairement à l'opinion de Manton (1964) et il est à l'origine de muscles thoraciques. Il est l'homologue du tentorium collaire de *Machilis*.

En somme, si le tentorium de *Scutigerella* ressemble au tentorium antérieur de *Machilis*, il n'en est pas l'homologue. Il représente en fait tout l'ensemble tentorial antérieur, postérieur et collaire de cet Aptérygote. Formé par invagination au fond de la cavité pré-

orale d'un territoire intercalaire à mandibulaire, comme le tentorium antérieur de *Machilis*, il ne montre cependant pas trace d'invagination postérieure.

Les aponévroses des muscles sternaux maxillaires et labiaux situés plus postérieurement, se seraient regroupées, en l'absence d'invaginations tentoriales maxillo-labiales, avec les structures conjonctives voisines réunies au pont antérieur, suivant la règle observée en pareil cas, même pour des formations de segments différents. Elles auraient alors consolidé l'ébauche du pont antérieur, contribuant ainsi à former un pseudo-tentorium, comme celui des Collemboles ou des Diploures. C'est ce rassemblement des aponévroses, dont l'ordre normal n'a d'ailleurs pas été conservé, qui aurait formé la partie inférieure du pont antérieur. Les muscles intéressés se seraient en outre reliés partiellement au bras tentorial sus-jacent par quelques tonofibrilles hypodermiques, consolidant ainsi leur attache. Les deux apophyses tentoriales se seraient étendues vers l'arrière en refoulant devant elles les cloisons limitantes bisegmentaires mandibulo-maxillaire et maxillo-labiale, jusqu'au pont pseudo-tentorial postérieur, les portions des segments mandibulaires et maxillaire invaginées à leur contact étant devenues virtuelles.

Dans l'hypothèse que nous venons de formuler, seuls deux muscles maxillaires, le rétracteur sternal antérieur de la lacinia (*rsal* : *133*) et son rétracteur postérieur (*rspl* : *133'*) semblent avoir échappé à la règle. Ils ont dû, en réalité, quitter le pont antérieur après s'y être installés et reporter leur origine plus en arrière, sur les bras tentoriaux, par nécessité mécanique, de même que deux muscles mandibulaires : l'adducteur basi-mandibulaire postérieur (*abmp* : *144*) et l'abducteur basi-mandibulaire (*abbm* : *147*).

Le pont postérieur est constitué à sa base par une aponévrose tendue entre deux muscles tergaux sternaux latéraux (postéro-apodémaux transverses inférieurs (*pati* : *141*). Ces muscles, du fait de leur innervation par un nerf intercalaire collaire, sont situés à la limite des segments labial et prothoracique. Ils sont probablement originaires d'une lame conjonctive bisegmentaire, primitivement dissépimentaire, comparable au tentorium collaire des Lépismidés (Chaudonneret, 1950), à la lamelle tentorio-collaire des Machilidés (Bitsch, 1963), aux ligaments tentorio-collaires des Psoques (Badonnel, 1934).

V. CONCLUSION

1. Sur la formation du pseudo-tentorium et l'établissement des bras tentoriaux

On peut s'étonner que les bras tentoriaux des Symphyles, formés par invagination d'un territoire tritocéphalique à mandibulaire, portent aussi des muscles maxillaires, labiaux et même prothoraciques, ce qui en fait les homodynames de l'ensemble des tentoriums antérieur, postérieur et collaire des Aptérygotes ectotrophes.

On peut tenter d'expliquer ce fait par l'hypothèse suivante : Par suite de l'affaiblissement des sternites, dû à leur spécialisation en aires linguales, les muscles appendiculaires sternaux de la même paire seraient restés unis par une aponévrose. Ce système aurait été consolidé ensuite par le développement par invagination, au fond de la cavité préorale, d'une paire de tigelles creuses, homologues chacune de la partie endosquelettique d'un

bras de Folsom de Collembole broyeur. D'origine ectodermique, elles sont de nature cuticulaire, ancrées chacune sur l'apophyse transverse (exosquelettique) du suspensorium hypopharyngien.

Il est normal que les bras tentoriaux ainsi formés, d'origine tritocéphalique à mandibulaire, aient été en priorité utilisés comme supports par des muscles auxquels ils étaient destinés, c'est-à-dire des muscles tritocéphaliques (dilatateurs ventraux du pharynx, muscles antennaires ventraux, dont on peut admettre la nature tritocéphalique au moins dans leur partie proximale, et des muscles mandibulaires sternaux, dont un seul (le plus antérieur *143a*) a conservé son aponévrose. Les autres se sont fixés sur les bras tentoriaux, dans leur région antérieure, par insertion étalée. Le conjonctif de leurs aponévroses aurait sans doute fourni l'ébauche du pont pseudo-tentorial antérieur.

Cette lame, à laquelle appartiennent sans doute les colonnettes terminales particulières à l'endosquelette de *Scutigerella*, est à l'origine de muscles thoraciques : muscle tentorio-tergal 2 (Tt-T_2 : *55*) muscle tentorio-apodémal [1] (Tt-Ap_1 : *56*).

C'est d'elle que devraient partir les muscles longitudinaux ventraux de la 1re paire. Mais leur origine a été reportée plus en avant, sur les bras tentoriaux, par suite, sans doute de leur union avec des longitudinaux céphaliques labiaux.

Si l'origine dissépimentaire du pont postérieur et des formations conjonctives qu'il supporte ne semble faire aucun doute, il est bien entendu que l'explication que nous suggérons pour la formation du pont pseudo-tentorial antérieur n'est qu'une simple hypothèse. Elle tente d'expliquer comment le rattachement de l'ensemble de la musculature appendiculaire céphalique sternale aux formations tentoriales a pu se réaliser chez les Symphyles en l'absence d'invaginations tentoriales maxillo-labiales, comme il en existe chez les Aptérygotes ectotrophes et chez les Ptérygotes.

Quoi qu'il en soit, les bras des Symphyles représentent une forme simple de tentorium. Sur ce point, ces Myriapodes s'apparentent aux Aptérygotes ectotrophes, plus qu'aux Aptérygotes entotrophes qui ont pu utiliser, du fait de leur entotrophie, des fulcres, formations exosquelettiques maxillo-labiales, à la place de bras tentoriaux. Cependant, il est bon de rappeler que des bras tentoriaux rudimentaires existent chez les Collemboles dans leurs bras de Folsom.

Par contre, le beau développement des formations pseudo-tentoriales chez les Symphyles et chez les Entotrophes (Collemboles et Diploures surtout) établit une affinité de plus entre ces groupes.

2. Sur les affinités des Symphyles

Les Symphyles sont des Myriapodes bien caractérisés appartenant à la sous-classe des Progonéates. Mais ils ont avec les Insectes (Aptérygotes entotrophes surtout) un certain nombre de caractères communs. Notre étude de l'endosquelette et de la musculature, appendiculaire surtout, le confirme.

Aux deux « apophyses hypopharyngiennes » des Symphyles — qui comprennent chacune un bras tentorial — correspondent, chez les autres Myriapodes, un appareil de soutien de la musculature céphalique sternale bâti sur le même plan.

De plus, chez les Symphyles, l'ensemble apophysaire tentorial est mobile, comme son

correspondant chez les Diplopodes, et ses déplacements vers l'avant, sous l'influence de muscles suspenseurs, jouent un rôle dans l'abduction du lobe gnathal mandibulaire.

La mandibule est en effet segmentée dans les deux groupes et comporte une basi-mandibule et un lobe gnathal. Ce caractère ne se retrouve pas chez les Myriapodes Opisthogonéates (Chilopodes), ni même dans aucun autre groupe de Trachéates.

Le système trachéen des Symphyles est peu développé et ne concerne que la tête et les trois premiers segments du tronc. Sur le reste du corps, la respiration est cutanée, alors qu'elle l'est sur le corps entier chez les Pauropodes. Il en est ainsi chez certains Insectes Aptérygotes entotrophes, notamment chez les Collemboles Sminthuridés.

Mais les trachées de *Scutigerella* sont collectées, de chaque côté de la tête, par un gros tronc trachéen sur lequel s'insère le muscle adducteur dorsal de la basi-mandibule (*148*) d'origine crânienne. C'est sur ce tronc trachéen que se fait sentir l'action du muscle, action qui se transmet par l'intermédiaire du tronc à la basi-mandibule. Celui-ci joue donc le rôle d'une poche trachéenne de Diplopode. Il a d'ailleurs des parois de même structure.

Par ailleurs, nous avons mis en évidence ou confirmé un certain nombre d'affinités « insectiennes » chez les Symphyles.

La présence de bras tentoriaux rapproche les Symphyles des Aptérygotes entotrophes. Ces bras sont homologues de l'ensemble des tentoriums antérieur, postérieur et collaire de chacun de ces Hexapodes.

D'autre part, un pseudo-tentorium, de nature épithélio-conjonctive, tendu entre les bras de *Scutigerella*, est homologue des pseudo-tentoriums (ou endosternites) des Collemboles et des Diploures (Aptérygotes entotrophes).

Par contre, chez ces derniers, les fulcres, formations exosquelettiques, remplacent les bras tentoriaux. Toutefois, les Collemboles broyeurs ont, dans chacun de leurs bras de Folsom, un bras tentorial rudimentaire qui ne s'est pas développé, sans doute par suite de la présence de fulcres, liée à l'entotrophie.

Si la mandibule segmentée des Symphyles est « diplopodienne », leurs maxilles (Mx_1 et Mx_2) ne forment pas, par contre, de gnathochilarium. Elles sont aussi bien différentes de celles des Chilopodes (trignathes, mais non labiates) qui se rapprochent beaucoup plus de celles des Hexapodes (Aptérygotes ou Ptérygotes de type non spécialisé). Leurs premières maxilles (Mx_1) sont bâties sur le même plan, malgré l'absence de palpe, et ont une musculature très comparable, bien qu'un peu plus simple, de même que les secondes maxilles (Mx_1) qui forment une lèvre inférieure. Les Symphyles, comme les Insectes, sont donc des *Labiata*. Leur tête comporte six segments et l'étude embryologique de Tiegs (1940) a montré que le 6e segment n'a dû être rattaché à la tête que tardivement.

D'autres affinités « insectiennes » des Symphyles ont été mises en évidence. Nous rappellerons ici les plus marquantes.

Parmi les glandes céphaliques, les glandes excrétrices prémandibulaires, très primitives, ont pour homologues possibles les « reins céphaliques » des Collemboles. Elles correspondent donc aux glandes antennaires a_2 des Crustacés. La seconde paire de glandes salivaires, correspondant à Mx_2, trouve son homologue dans les « reins labiaux » de Bruntz, présents chez tous les Aptérygotes et quelques groupes de Ptérygotes (Copéognathes). Elles seraient homologues des Mx_2 des Crustacés.

Le cerveau des Symphyles a des caractères très primitifs qui rappellent ceux des Iules (Diplopodes), mais qui se retrouvent aussi chez les Campodés. Le système stomatogastrique

pair n'existe pas, mais le système impair (ganglion frontal-nerf récurrent) est présent. Il est dégagé de la masse cérébrale comme celui des Hexapodes, alors qu'il ne l'est pas chez les Chilopodes. Le tritocérébrum affecte une disposition plus proche de celle qu'il a chez les Hexapodes que de celle qu'il présente chez les autres Myriapodes.

Les organes des sens les plus « myriapodiens » que les Symphyles possèdent, les organes de Tömösvary [1], se retrouvent chez les Collemboles et chez les Diploures Japygidés.

Les Scolopendrelles portent sur l'hypopharynx des superlangues, qui n'existent pas chez les autres Myriapodes, mais qui sont présentes chez les Collemboles, Diploures, Machilidés et les types très inférieurs de Ptérygotes (larves d'Éphémères).

Leurs antennes possèdent des muscles dans chacun de leurs articles, comme celles des Collemboles et des Diploures, avec une zone génératrice à la base.

Leur tronc a quatorze segments, comme celui des Insectes. Mais il n'y a pas de thorax nettement différencié d'un abdomen et il y a douze paires de pattes de type diplopodien, avec des *coxaliae*. Or, il y en a sur l'abdomen des Aptérygotes. La musculature du tronc est très compliquée chez les Symphyles avec des supports musculaires (tigelles en arcade) remplacés chez les Ptérygotes par des furcae ou par des appareils très spéciaux chez les Aptérygotes.

Le développement des Symphyles se fait, comme celui des Diplopodes et des Aptérygotes, par segmentation totale et par un processus semblable de formation des feuillets. Celui des Chilopodes se rapproche du type superficiel des Ptérygotes.

L'évolution des sacs cœlomiques obéit aux mêmes lois chez tous les Trachéates. Chez les Progonéates et chez les Hexapodes, les gonades proviennent du compartiment ventral. Chez les Chilopodes, elles se forment à partir du compartiment dorsal comme chez les Onychophores.

Le développement larvaire est anamorphe chez tous les Progonéates et les Chilopodes lithobiomorphes. Il est de type épimorphe chez les autres Chilopodes et chez les Hexapodes (sauf chez les Protoures).

Les Insectes avec lesquels les Symphyles ont le plus d'affinités sont les Aptérygotes et spécialement les Entotrophes. Mais la présence de bras tentoriaux chez ces Progonéates est un caractère qui les rapproche des Aptérygotes ectotrophes, voire des Ptérygotes.

Ces affinités sont en partie partagées avec les Diplopodes et les Pauropodes qui sont comme eux des Myriapodes progonéates. Quant aux Chilopodes, ils ont aussi quelques affinités « insectiennes », mais ce ne sont pas les mêmes et elles sont moins nombreuses. Ils ont d'ailleurs des caractères plus archaïques qui, dans leur développement surtout, dénotent une ascendance lointaine onychophorienne.

On a donc pu penser que les Symphyles représentaient un groupe-souche duquel étaient dérivés à la fois les Myriapodes et les Hexapodes d'où leur nom, qui leur fut donné par Ryder en 1880.

Mais il n'en est rien. Il ne faut pas oublier, en effet que, si les Symphyles ont des caractères primitifs (faiblesse du tégument, structure du cerveau avec ganglion préantennaire, absence de système stomato-gastrique pair, présence d'organes de Tömösvary, ganglions nerveux dérivés d' « organes ventraux » embryonnaires, présence de coxaliae, d'un vaisseau ventral, d'une respiration en grande partie cutanée, etc.), ils ont d'autres caractères qui

1. Ces organes sont à la fois olfactifs et hygrorécepteurs (Haupt, 1971).

sont nettement l'aboutissement d'une évolution (nombre des segments réduit à quatorze, acquisition d'un labium, diplo-tergites non complètement divisés à la suite d'une sorte de tachy-genèse, néphridies absentes ou vestigiales, musculature troncale complexe avec des supports coxo-sternaux, condition progonéate, etc.).

Un tel mélange de caractères, primitifs et évolués, indique que ces derniers ne peuvent avoir été qu'hérités d'un ancêtre assez lointain. Comme ces caractères sont les uns « insectiens », les autres « myriapodiens », on en arrive à penser que l'ancêtre en question devait être commun aux Hexapodes et aux Myriapodes (cf. Tuxen, 1972). Ce serait lui qui aurait engendré le Protohexapode et le Protomyriapode, le premier à caractères « insectiens » dominants, le second étant surtout pourvu de caractères « myriapodiens ».

On s'expliquerait ainsi que des caractères « myriapodiens » se retrouvent chez les Insectes, notamment chez les Collemboles (organes de Tömösvary, glandes salivaires mésodermiques, gonade de type Myriapode, segmentation totale, présence d'un organe dorsal embryonnaire) et les Diploures (cerveau de type « myriapodien », organe de Tömösvary chez certains, présence d'appendices abdominaux, d'un organe dorsal embryonnaire...) alors que des caractères « insectiens » se retrouvent chez les Myriapodes, inégalement répartis d'ailleurs entre les Opisthogonéates et les Progonéates, parmi lesquels les Symphyles en ont été les mieux pourvus.

Remerciements

Nous tenons à remercier tout particulièrement M. le Pr. Chaudonneret, de la Faculté des Sciences de Dijon, pour les conseils qu'il nous a donnés au cours de la rédaction de ce travail, au sujet notamment de nos comparaisons avec les Aptérygotes.

Qu'il nous soit permis d'exprimer également notre gratitude à M. le Pr. Vachon, du Muséum national d'Histoire naturelle de Paris, qui a bien voulu s'intéresser à notre travail et en faciliter la publication.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

Badonnel, A., 1934. — Recherches sur l'anatomie des Psoques. *Bull. biol. Fr. Belg.*, suppl. **18** : 1-241.

Becker, E., 1922. — Zum Bau des Kopfes von *Scolopendrella vulgaris*, Hansen. *Russk. zool. Zh.*, Bd. 3.

Bitsch, J., 1952. — Recherches anatomiques sur le labium des Diploures. Publs. Univ. Dijon, 9 : 5-26.

— 1963. — Morphologie céphalique des Machilides (Insecta Thysanoures). *Annls Sci. nat.*, Zool., sér. 5, **12** : 501-706.

Börner, 1914. — Die Gliedmassen der Arthropoden *im LANG. Handb. Morph.*, Jena.

Bruckmoser, P., 1965. — Embryologische Untersuchungen über den Kopfbau der Collembole *Orchesella villosa*. *Zool. Jb.*, Anat., **82** : 299-364.

Chaudonneret, J., 1948. — Le labium des Thysanoures (Insectes Aptérygotes). *Annls Sci. nat.*, sér. 2 : 1-27.

— 1950. — La morphologie céphalique de *Thermobia domestica* Packart (Insecte Aptérygote Thysanoure). *Annls Sci. nat.*, Zool., sér. 12, **11** : 145-302.

— 1973. — Interprétation des formations dites endosquelettiques du Collembole *Isotomurus* (Insecte Aptérygote Entotrophe). I — Formations cuticulaires et pseudo-tentorium. *Bull. Soc. zool. Fr.*, **98** (4) : 11. II — Le vincularium. *Bull. Soc. zool. Fr.*, **98** (4) : 499.

Demange, J.-M., 1967. — Recherches sur la segmentation du tronc des Chilopodes et des Diplopodes chilognathes (Myriapodes). *Mém. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, n. sér., A, Zool., **44** : 1-188.

Denis, J.-R., 1928. — Études sur l'Anatomie de la tête de quelques Collemboles, suivies de considérations sur la Morphologie de la tête des Insectes. *Archs Zool. exp. gén.*, **68** : 1-291.

Fahlander, K., 1938. — Beiträge zur Anatomie und systématischen Einteilung der Chilopoden. Inauguraldissert, Zool. Bidrag Uppsala, **17**.

Fechter, 1961. — Anatomie und Fonktion der Kopfmusculatur von *Cylindroiulus teutonicus* Pocock. *Zool. Jb.*, Anat., **79** : 479-528.

Ferris, 1942. — Some observations of the head of Insecta — The head of a Symphylan. *Microentomology*, **7** (part. 2) : 26-44.

Folsom, 1900. — The development of the mouth-parts of *Anurida maritima* Guer. *Bull. Mus. comp. Zool. Harv.*, **36** : 87-157.

François, J., 1968. — Nature conjonctive du tentorium des Diploures (Insectes Aptérygotes). Étude ultrastructurale. *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris*, **267** : 276-278.

— 1969. — Anatomie et morphologie céphalique des Protoures (Insectes Aptérygotes). *Mém. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, sér. A, Zool., **59** : 1-144.

— 1970. — Squelette et musculature céphaliques de *Campodea Chardardi* Condé (Diploure Campodéidé). *Zool. Jb.*, Anat., **87** : 331-376.

— 1971. — L'endosquelette céphalique des Insectes Aptérygotes ; étude anatomique, histochimique et ultrastructurale. I — Collemboles et Diploures. *Archs Anat. microsc. Morph. exp.*, **50** : 389-406.

Füller, H., 1963. — Histologische, polarisation optische und histochemische Untersuchungen über das bindegewebige Innenskelett der Chilopodes. *Z. wiss. Zool.*, **168** (1-2) : 184-207.

— 1964. — Electronen-mikroscopische Untersuchungen von kollagenfibrillen aus dem Endoskelett der Chilopoden. *Z. wiss. Zool.*, **169** : 387-395.

Hansen, M.-J., 1903. — The genera and species of the order Symphyla. *Q. Jl. microsc. Sci.*, London, **47** : 101.

— 1930. — Studies on Arthropods III. Copenhagen.

Hoffman, R.-W., 1905. — Ueber die Morphologie und der Fonktion der Kauverkzeuge von *Tomocerus plombeus* Linné. II — Beitrag zur Kenntnis der Collembole. *Z. wiss. Zool.*, **82** : 638-863.

Hutasse, F., 1972. — Anatomie et morphologie céphaliques d'*Isotomurus maculatus* Agren. Interprétations morphologiques de la tête des Collemboles (Insecta Apterygota). Thèse Fac. Sci. Dijon. Publ. Centre Docum. CNRS, n° A-O.3687.

Imms, A. D., 1939. — On the antennal musculature in Insecta and other Arthropods. *Q. Jl. microsc. Sci.*, **81** : 273-320.

Manton, S. M., 1964. — Mandibular mecanism and the evolution of arthropods. *Phil. Trans. R. Soc.*, B, **247** : 1-184.

Moulins, M., 1968. — Étude ultrastructurale d'une formation de soutien épidermo-conjonctive inédite chez les Insectes. *Z. Zellforsch.*, **91** : 112-134.

— 1969. — Étude anatomique de l'hypopharynx de *Forficularia auricularia* L (Insecte Dermaptère). Téguments, musculature, organes sensoriels et innervations. Interprétation morphologique. *Zool. Jb.*, Anat., **86** : 1-27.

— 1970. — La cavité préanale de *Blabera craniifer* Burm. (Insecte Dictyoptère) et son équi-

pement sensoriel : étude anatomique, ultrastructurale et physiologique de l'épipharynx et de l'hypopharynx. Thèse Fac. Sci. Dijon (1970) Publ. Centre Docum. CNRS, n° A-O.4801.

Ravoux, Ph., 1962. — Étude de la segmentation des Symphyles, fondée sur la morphologie définitive et la post-embryogenèse, suivie de considérations sur la segmentation des autres Myriapodes. *Annls Sci. nat.*, Zool., sér. 12, **4**, 1962 : 141-472.

Rilley, 1904. — The embryological development of the skeleton of head of *Blatta*. *Am. Nat.*, **38**.

Snodgrass, R.-E., 1928. — Morphology and Evolution of the Insect head and its appendages. *Smithson. misc. Collns*, **81** : 1-58.

— 1935. — Principles of Insect morphology. New-York, 667 p.

— 1951. — Comparatives studies on the head of mandibulates Arthropoda. Ithaca and New-York, 118 p.

— 1952. — A textbook of arthropod anatomy. Ithaca, 363 p.

— 1958. — The Insecttentorium and its antecedents Process. 100. Int. Congr. Ent., **1**, 487 p.

Tiegs, O.-W., 1940. — The embryologie and affinities of the Symphyla based on a study of *Hanseniella agilis* Tiegs. *Q. Jl. microsc. Sci.*, **82** (1), 225 p.

— 1947. — The development and affinities of the Pauropoda, based on a study of *Pauropsnd silvaticus* Tiegs. Part I. *Q. Jl. microsc. Sci.*, **88** (2) : 165-267. Part II. *Q. Jl. microsc. Sci.*, **88** (3) : 275-336.

Tuxen, S.-L., 1971. — All Apterygotes are true Insects with non Symphylan connection. *Zool. Mus. Copenhagen*, **1** (1), 311 p.

— 1972. — Filogenesi degli Atterigoti. IX Gong. naz. ital. di Entom. Siena : 193-205.

Verhoeff, K.-W., 1933. — Symphyla und Pauropoda. *In* : Bronns Kl. Ord. des Tierreichs. **3** (1). Lief : Symphyla : 1-120.

Weber, 1933. — Lehrbuch der Entomologie. Iéna, 726 p.

Manuscrit déposé le 27 février 1975.

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 3e sér., n° 332, nov.-déc. 1975, Zoologie 234 : 1189-1238.

Achevé d'imprimer le 27 février 1976.

IMPRIMERIE NATIONALE

5 564 004 5

Recommandations aux auteurs

Les articles à publier doivent être adressés directement au Secrétariat du *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle*, 57, rue Cuvier, 75005 Paris. Ils seront accompagnés d'un résumé en une ou plusieurs langues. L'adresse du Laboratoire dans lequel le travail a été effectué figurera sur la première page, en note infrapaginale.

Le *texte* doit être dactylographié à double interligne, avec une marge suffisante, recto seulement. Pas de mots en majuscules, pas de soulignages (à l'exception des noms de genres et d'espèces soulignés d'un trait).

Il convient de numéroter les *tableaux* et de leur donner un titre ; les tableaux compliqués devront être préparés de façon à pouvoir être clichés comme une figure.

Les *références bibliographiques* apparaîtront selon les modèles suivants :

Bauchot, M.-L., J. Daget, J.-C. Hureau et Th. Monod, 1970. — Le problème des « auteurs secondaires » en taxionomie. *Bull. Mus. Hist. nat., Paris*, 2e sér., **42** (2) : 301-304.

Tinbergen, N., 1952. — The study of instinct. Oxford, Clarendon Press, 228 p.

Les *dessins* et *cartes* doivent être faits sur bristol blanc ou calque, à l'encre de chine. Envoyer les originaux. Les *photographies* seront le plus nettes possible, sur papier brillant, et normalement contrastées. L'emplacement des figures sera indiqué dans la marge et les légendes seront regroupées à la fin du texte, sur un feuillet séparé.

Un auteur ne pourra publier plus de 100 pages imprimées par an dans le *Bulletin*, en une ou plusieurs fois.

Une seule épreuve sera envoyée à l'auteur qui devra la retourner dans les quatre jours au Secrétariat, avec son manuscrit. Les « corrections d'auteurs » (modifications ou additions de texte) trop nombreuses, et non justifiées par une information de dernière heure, pourront être facturées aux auteurs.

Ceux-ci recevront gratuitement 50 exemplaires imprimés de leur travail. Ils pourront obtenir à leur frais des fascicules supplémentaires en s'adressant à la Bibliothèque centrale du Muséum : 38, rue Geoffroy-Saint-Hilaire, 75005 Paris.

MUSEUM
NATIONAL
D'HIST.NAT.